

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Локк Ингрид Эдвиновна

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЗАВЕРШЕНИЯ МОРФОГЕНЕЗА СОЦВЕТИЯ У
МОДЕЛЬНОГО ОБЪЕКТА *ARABIDOPSIS THALIANA* И У НЕМОДЕЛЬНЫХ
ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ ПОРЯДКА ALISMATALES**

Специальность 03.02.01 - ботаника

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук

Д.Д. Соколов

Москва
2015

Оглавление

Введение.....	3
Глава 1. Обзор литературы	9
Раздел 1.1. Некоторые генетические аспекты регуляции функционирования апикальных меристем побега, соцветия и цветка	9
Раздел 1.2. Обзор литературных данных по строению растений дикого типа и мутантов <i>tfl1</i> и <i>tfl2</i> <i>A. thaliana</i>	12
1.2.1. Строение растений дикого типа.....	12
1.2.2. Морфологические особенности мутантов <i>tfl1</i> и <i>tfl2</i>	16
Раздел 1.3 Обзор литературных данных по изучаемым видам представителей Alismatales	17
1.3.1. Объем и родственные связи порядка Alismatales.....	17
1.3.2 Обзор литературных данных по строению <i>Triglochin</i> , <i>Potamogeton</i> , <i>Stuckenia</i> , <i>Groenlandia</i> и <i>Ruppia</i>	20
Раздел 1.4. Представления различных авторов о феномене и объеме понятия «фасциация»	34
Глава 2. Материалы и методы	41
Глава 3. Результаты	49
Раздел 3.1. Potamogetonaceae	49
Раздел 3.2. <i>Triglochin</i>	87
Раздел 3.3. <i>Ruppia</i>	102
Раздел 3.4. <i>Arabidopsis thaliana</i>	123
Глава 4. Обсуждение	231
Раздел 4.1. Potamogetonaceae	231
Раздел 4.2. <i>Ruppia</i>	236
Раздел 4.3. <i>Triglochin maritima</i>	243
Раздел 4.4. <i>Arabidopsis thaliana</i>	245
Раздел 4.5. Заключение.....	257
Выводы.	265
Литература	266
Приложение.....	280

Введение

Актуальность исследования. Наличие или отсутствие терминального цветка – один из важнейших признаков, на основе которых строятся классификации и описания соцветий (Troll, 1964; Тахтаджян, 1966; Федоров, Артющенко, 1979; Weberling, 1983, 1989; Gifford, Foster, 1989; Кузнецова, 1991; Кузнецова и др., 1992; Tucker, Grimes, 1999; Федорова, 2006; Лотова, 2007; Endress, 2010). У модельных организмов экспериментальной ботаники *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. и *Antirrhinum majus* L. в диком типе соцветия открытые, однако у мутантов по некоторым регуляторным генам на верхушке соцветия развивается цветкоподобная структура, которая отличается по структуре от боковых цветков, характеризуется высокой изменчивостью и не имеет общепринятой морфологической интерпретации (Shannon, Meeks-Wagner, 1991; Alvarez et al., 1992; Bradley et al., 1996; Larsson et al., 1998; Пенин и др., 2005). Во многом это связано с недостаточной изученностью цветков и соцветий таких мутантов методами классической ботаники. Высказано предположение о вероятной роли подобных мутаций в эволюционных преобразованиях соцветий от открытых к закрытым (например, Prusinkiewicz et al., 2007). С другой стороны, согласно наиболее широко распространенному мнению, исходным типом соцветия как для покрытосеменных в целом, так и для ряда крупных групп цветковых были одиночные терминальные цветки или закрытые соцветия (Weberling, 1965; Тахтаджян, 1966; Takhtajan, 1991; см. однако Ewart, 1907). Редукция терминального цветка рассматривается как одно из ключевых преобразований в предложенных рядом авторов сценариях эволюции соцветий покрытосеменных растений (Sell, 1969; Maresquell, 1970; Кузнецова, 1985).

Хотя традиционно эволюционный переход от закрытых к открытым соцветиям рассматривается как в основном необратимый процесс, для двух групп покрытосеменных: порядка Alismatales и семейства Hamamelidaceae (относимого сейчас к порядку Saxifragales) - ботаники предполагали, что терминальный цветок развит у эволюционно продвинутых представителей, характеризующихся высокой специализацией к опылению водой или ветром (Endress, 1977; Мавродиев, Соколов, 1998; Sokoloff et al., 2006). В порядке Alismatales s.l. (включая Acoraceae, Шипунов, 2003; Тимонин и др., 2009; Petersen et al., 2015) у представителей семейств Acoraceae (Buzgo, Endress, 2000), Potamogetonaceae (Sokoloff et al., 2006), Tofieldiaceae (Ремизова, 2008), которые в норме имеют открытые соцветия, при изучении естественной изменчивости структуры соцветий в их природных популяциях были выявлены цветкоподобные структуры на верхушке соцветия. Они могут быть представлены полимерной структурой, либо структурой, аналогичной типичному или обедненному боковому цветку, но окруженной несколькими брактеей (Sokoloff et al.,

2006; Ремизова, 2008). Иногда на верхушке соцветия находят трубчатые или нитчатые образования. Эти структуры были изучены с помощью сканирующего электронного микроскопа (Buzgo, Endress, 2000; Sokoloff et al., 2006), однако некоторые вопросы, связанные с их морфологической интерпретацией, остались нерешенными: терминальные они или псевдотерминальные, истинные цветки или образовались путем срастания боковых цветков. Кроме того, в литературе до наших исследований отсутствовали какие-либо количественные данные о характере варьирования структуры верхушки соцветия у этих объектов, особенностях ее морфогенеза и деталях васкулатуры терминальных структур, что послужило основанием для постановки части задач данной работы.

Мы провели сравнение спектров терминальных структур, возникающих у мутантов, у которых изменяется характер завершения оси соцветия, и растений, у которых варьирование структуры верхушки соцветия имеет место в природных популяциях и в эволюции группы привело к возникновению терминального цветка у представителей более продвинутых семейств. Характер генетической регуляции морфогенеза верхушки соцветия, основанный на анализе мутантов, лучше всего изучен у *A. thaliana*, что и определило наше обращение к этому модельному объекту. Из двух упомянутых ранее порядков покрытосеменных растений, где эволюция соцветия шла от открытого соцветия к закрытому, был выбран порядок Alismatales из-за наличия у него определенного типа варьирования соцветий в природных популяциях и возможности сбора достаточного количества материала.

Цели и задачи исследования. Цель работы – изучение закономерностей завершения морфогенеза соцветия у мутантов *tfl1* и *tfl2* модельного объекта *A. thaliana* и в природных популяциях у некоторых представителей порядка Alismatales, а также сравнение спектров варьирования, способов образования и морфологической природы структур, расположенных на верхушке соцветия. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- изучить морфологию цветкоподобных и аномальных структур на верхушках соцветий у некоторых представителей порядка Alismatales (*Triglochin*, *Potamogeton*, *Stuckenia*, *Ruppia*) и у мутантов *tfl1* и *tfl2* *A. thaliana*;
- выявить частоты встречаемости терминальных структур в природных популяциях некоторых видов из порядка Alismatales;
- исследовать морфогенез верхушки соцветия у представителей родов *Potamogeton*, *Stuckenia*, *Ruppia*, *Groenlandia*, *Triglochin* и у растений дикого типа и мутантов *tfl1* и *tfl2* *A. thaliana*, изучить васкулатуру оси соцветия в связи с варьированием характера завершения морфогенеза соцветия;

- провести сравнение спектров варьирования дефинитивной структуры, характера морфогенеза и васкулатуры верхушки соцветия у различных объектов и дать возможные интерпретации морфологической природы выявленных терминальных образований в соцветиях.

Научная новизна. Впервые на единой методической основе проведено изучение характера варьирования дефинитивной терминальной структуры, васкулатуры и процессов морфогенеза, имеющих место в дистальной части соцветия мутантов *tfl1* и *tfl2* *A. thaliana* и растений дикого типа у ряда представителей порядка Alismatales – объектов, для которых установлен или предполагается переход от открытых к закрытым соцветиям. Важным аспектом работы стало последовательное рассмотрение характера расположения цветков в сопряжении с варьированием плана строения цветка. Впервые на основе комплексного изучения общей морфологии, васкулатуры и характера морфогенеза верхушек соцветия у 5 мутантов по гену *TFL1* и мутанта *tfl2-1* *A. thaliana* протестирована гипотеза о наличии у них терминального цветка. Показано, что все соцветия этих мутантов завершаются истинными цветками, хотя и отличными по плану строения от боковых цветков. Впервые установлено, что в ходе морфогенеза терминальных цветков у изученных мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* *A. thaliana* отсутствует стадия закрытого бутона, а у боковых цветков этих мутантов ее образование происходит позже, чем у растений дикого типа *Columbia*. Впервые для изученных мутантов *A. thaliana* показано, что заложение первых органов терминального цветка происходит по спирали, продолжающей единую спираль расположения органов на оси соцветия. Впервые показаны различия в характере варьирования васкулатуры оси соцветия у мутантов по гену *TFL1* и мутанта *tfl2-1* *A. thaliana*. На примере 4 видов впервые получены количественные данные о частоте встречаемости терминальных структур у растений природных популяций представителей порядка Alismatales. Для 6 видов *Potamogeton*, *Stuckenia pectinata* (L.) Börner и *Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande наличие терминальных цветкоподобных структур были зафиксировано впервые. На примере видов рода *Potamogeton* впервые комплексно изучен морфогенез и анатомическое строение аномальных трубчатых и нитчатых структур в соцветиях Alismatales и предложена их морфологическая интерпретация как единственного листочка околоцветника сильно редуцированных стерильных цветков. Эта гипотеза согласуется с отсутствием трубчатых и нитчатых структур у видов *Ruppia*, не имеющих околоцветника. Показано принципиальное сходство характера морфогенеза тычинок в терминальных структурах и латеральных цветках *Potamogeton*, а в латеральных цветках – у тычинок в трансверзальном и медианном положении, что уточняет существовавшие представления о

развитии андроцея у видов рода. Впервые обнаружены и детально описаны (морфология, морфогенез, анатомия) хорошо развитые брактей у *S. pectinata*, а также лопастная трубчатая структура на верхушке соцветия, образованная сросшимися брактеями. Впервые выявлены характерные особенности васкулатуры дистальной части оси соцветия в семействе Potamogetonaceae (изучено 10 видов). Выявлено два принципиальных типа иннервации латеральных цветков Potamogetonaceae, обоснована гипотеза о неоднократном возникновении одного из этих типов в связи с уменьшением числа цветков в соцветии и диаметра главной оси. Впервые документированы случаи разделения проводящих пучков в радиальной (а не тангентальной) плоскости в дистальной части оси соцветия *Potamogeton*, выдвинута гипотеза, объясняющая этот необычный для семенных растений феномен. Для соцветий *Ruppia maritima* L. и мутанта *tfl1 A. thaliana* впервые описаны случаи инверсии полярности органов (инвертированные тычинки), имеющие место при срастании или тесном расположении цветков соответственно.

Научная и практическая значимость работы. Результаты исследований подтверждают целесообразность сопряженного изучения варьирования плана строения цветка и характера цветорасположения у покрытосеменных растений – как при рассмотрении внутривидовой изменчивости, так и при анализе морфологической эволюции. Наши результаты иллюстрируют на примере соцветий представителей порядка Alismatales принципиальное единство (и сложность разграничения) процессов конгенитального срастания и разделения структур у модульных организмов. В силу этого полученные обобщения должны представлять интерес для широкого круга исследователей, разрабатывающих концепцию модульной организации. Результаты работы будут востребованы в исследованиях, связанных с поиском общих закономерностей эволюции соцветий покрытосеменных растений. Они указывают на существование морфологического континуума между открытыми и закрытыми соцветиями и невозможность, применительно к ряду объектов, выделения дискретных состояний этого признака для целей кладистического анализа филогенетических отношений между таксонами или моделирования эволюции цветорасположения.

Наши данные указывают на то, что наличие у *S. pectinata* лопастной структуры и хорошо развитых брактей могут рассматриваться как признаки, потенциально полезные в систематике группы. Изученные нами признаки могут представлять интерес при дальнейшем изучении микроэволюции в пределах рода *Ruppia*. Полученные данные об инверсии полярности тычинок при некоторых случаях срастания или тесного расположения цветков на верхушке соцветия в силу большой редкости подобных явлений

у покрытосеменных могут представлять интерес при обсуждении общих вопросов регуляции морфогенеза цветка и поддержания стабильности ориентации его органов.

Полученные данные могут использоваться как при чтении курсов лекций, так и при проведении практических занятий по морфологии, анатомии и морфогенезу растений в ВУЗах.

Положения, выносимые на защиту.

1. Открытые и закрытые соцветия не всегда являются двумя дискретными состояниями признака, а могут быть связаны почти непрерывными рядами переходных форм, что определяет необходимость сравнительного изучения не планов строения, а спектров варьирования верхушек соцветий при анализе эволюции соцветий покрытосеменных растений.

2. Спектры варьирования верхушек соцветий у представителей семейств Juncaginaceae, Potamogetonaceae и Ruppiaceae подчиняются общим закономерностям, но отдельные таксоны различаются частотами встречаемости различных морфотипов. При эволюционной интерпретации выявленных морфологических рядов в зависимости от принимаемого направления эволюционных изменений можно говорить о наличии у конкретных таксонов явлений фасциации или о срастании латеральных цветков с потерей их индивидуальности и появлением терминального цветка.

3. Спектры варьирования верхушек соцветий у мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* *A. thaliana* сильно отличаются от таковых у представителей порядка Alismatales и не имеют параллелей у растений, близкородственных *Arabidopsis*.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на 8 Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 2009), на 12 Московском совещании по филогении растений (Москва, 2010), на 3 и 4 конференциях Европейского общества по эволюционной биологии развития (Париж, 2010, Лиссабон, 2012), на Международной конференции «Ранние этапы эволюции однодольных» (Лондон, 2010), на Международном форуме молодых систематиков (Лондон, 2011), на 2 (10) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2012), 21 Международном симпозиуме по биоразнообразию и эволюционной биологии, организованном Германским ботаническим обществом (Майнц, 2012), на Международной конференции по функциональной анатомии растений (Москва, 2013), на 15 Годишной встрече биологических систематиков и 22-м Международном симпозиуме по биоразнообразию и эволюционной биологии, организованном Германским ботаническим обществом (Дрезден, 2014).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 4 статьи на русском и английском языках в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК или приравненных к ним, а также ряд тезисов докладов и работ в материалах конференций.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы и приложения. Список литературы включает 188 работ, в том числе 143 работы на иностранных языках. Общий объем диссертации - 296 страниц (основной текст - 279 страниц, приложение – 17 страниц). Диссертация включает 139 рисунков и 23 таблицы.

Благодарности. Автор искренне благодарит своего научного руководителя - Д.Д. Соколова за чуткое руководство и моральную поддержку в работе над кандидатской диссертацией; А.А. Пенина (без участия которого данная работа могла и не состояться) А.А. Криницыну, М.В. Ремизову, А.К. Тимонина, В.В. Чуба, Р.Ј. Rudall, С.Р. Майорова, О.А. Волкову, А.Г. Платонову за плодотворное обсуждение результатов; А.В. Щербакова за помощь в оформлении документов при подготовке к защите; Т.Е. Крамину и Ю.О. Копылова-Гуськова за помощь в освоении необходимых статистических методов для обработки данных; А.С. Безра консультацию по методическим вопросам; А.И. Рудько за предоставление оборудования и реактивов; А.В. Щербакова, С.Р. Майорова, М.В. Ремизову, Г.В. Дягтяреву, О.Н. Демину, Н.А. Вислобокова, Е.А. Кузьмичеву, М.А. Левину, П.А. Сутягину за помощь в сборе материала; А.В. Щербакова, С.Р. Майорова за помощь в определении рдестов; С. Prychid и сотрудников Межфакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ имени М.В.Ломоносова за помощь при работе с электронным микроскопом; Е.В. Альберта, А.В. Клепикову, Н.В. Демиденко за помощь в осваивании техники выращивания *A. thaliana*.

Глава 1. Обзор литературы

Раздел 1.1. Некоторые генетические аспекты регуляции

функционирования апикальных меристем побега, соцветия и цветка

Необходимо остановиться на некоторых генетических аспектах регуляции функционирования апикальных меристем побега, соцветия и цветка.

Нормальное функционирование побеговой меристемы *A. thaliana* обеспечивает ген *WUSCHEL* (*WUS*), взаимодействующий с генами *CLAVATA* (*CLV1*, *CLV2*, *CLV3*) по принципу отрицательной обратной связи. Ген *WUS* экспрессируется в апикальной меристеме побега в небольшой группе клеток центральной зоны корпуса меристемы. Главной функцией гена *WUS* считается поддержание пула стволовых клеток в апикальной меристеме побега. Гены *CLV*, негативно регулируя экспрессию гена *WUS*, ограничивают тем самым область его экспрессии в апикальной меристеме побега (Bowman, Eshed, 2000). В процессе развития цветка транскрипционный фактор *WUS* активирует экспрессию гена *AGAMOUS* (*AG*), активность которого необходима для развития генеративных органов цветка. Продукт гена *AG* репрессирует активность гена *WUS* в меристеме цветка, и таким образом флоральная меристема становится детерминированной (Lohmann et al., 2001). Гены *APETALA1* (*AP1*) и *LEAFY* (*LFY*) отвечают за формирование флоральных примордиев, а не новых побеговых (Mandel, Yanofsky, 1995).

Ген *LFY* играет ключевую роль при формировании меристемы цветка, так как он является интегратором разных путей перехода к цветению и запускает соответствующие каскады флорального морфогенеза (Weigel, 1992; Parcy, 2005). Индукция экспрессии гена *LFY* происходит несколькими путями: фотопериодом, длиной дня, холодовым воздействием. Экспрессия гена *LFY* наблюдается в апикальной меристеме побега при формировании примордиев листьев (Hempel et al., 2000). Достижение порогового уровня экспрессии гена *LFY* обеспечивает переход от меристемы побега к меристеме соцветия.

Эктопическая экспрессия гена *AP1* у трансформированных растений приводит к превращению апикальных и боковых побегов в цветки, что приводит к более раннему зацветанию таких растений, чем в диком типе, цветки начинают формироваться даже в пазухах стеблевых листьев, где обычно развиваются параклади. Таким образом эктопическая экспрессия *AP1* может очень сильно сократить время цветения растения (Mandel, Yanofsky, 1995). В меристеме соцветия *LFY* экспрессируется только в ее периферической части, где формируются флоральные примордии, а не в центральной зоне, что связано с присутствием в этой зоне гена *TFL1* (Hempel et al., 2000). Главная функция *TFL1* – поддержание недетерминированности и меристематической активности

апикальной меристемы соцветия. У мутантов *tfl1* продукты гена *LFY*, отвечающего за формирование флоральной меристемы, обнаруживаются не только в периферической части меристемы соцветия, но и в центральной зоне, что приводит в итоге к формированию терминального цветка. Таким образом, ген *TFL1* негативно регулирует *LFY*. Гены *LFY*, *AP1* и *CAULIFLOWER* (паралог *AP1*) являются негативным регулятором экспрессии гена *TFL1* на периферии меристемы соцветия (Schultz, Haughn, 1993; Liljgren et al., 1999; Hempel et al., 2000). Итак, для нормального формирования соцветия важны функции генов, как поддерживающих недифференцированное состояние апикальной меристемы соцветия, так и генов, отвечающих за формирование флоральных примордиев (например, Shannon, Meeks-Wagner, 1993).

У *A. thaliana* найдены еще два гена, отвечающих за поддержание апикальной меристемы соцветия в недифференцированном состоянии: *TERMINAL FLOWER2 (TFL2)* и *BRACTEA (BRA)* (Larsson et al., 1998; Ежова, Пенин, 2001; Пенин и др., 2005).

Ген *TFL2* влияет на процессы в развитии, контролируемые геном *AP1*, но не регулируемые *LFY*, таким образом, продукты гена *TFL2* играют двойную роль в регуляции активности меристемы: одна в регуляции активности меристематического ответа на световые сигналы, влияющие на развитие растения, другая в поддержании меристемы в недифференцированном состоянии (Larsson et al., 1998).

У *A. thaliana* ген *BRA* регулирует важнейшие этапы развития соцветия: подавляет развитие брактеей и предотвращает появление терминального цветка (Ежова, Пенин, 2001). У мутантов *bra* в основании большинства цветков развиваются брактеей округлой или нитевидной формы (в крайнем случае, брактеей могут иметь форму небольших бугорков), а ось соцветия заканчивается терминальным цветком. У части мутантов *bra* наблюдается недоразвитие терминального цветка или замирание апикальной меристемы соцветия раньше, чем происходит ее терминализация. Терминальный цветок мутантов *bra* всегда единичный (не сближен к верхними боковыми, как бывает у мутантов *tfl1*). Отметим, что формирование брактеей и терминального цветка у мутантов *bra* не связано с нарушением функционирования генов *LFY* и *TFL1* (Ежова, Пенин, 2001).

У мутантов по генам *TFL1*, *TFL2*, *BRA* развиваются закрытые соцветия. В зависимости от того, какие гены нарушены, а также от режима освещенности, А.А. Пенин с соавторами (2005) выделяют три типа терминальных структур, образующихся на верхушке соцветия *A. thaliana*:

- (1) Терминальный цветок с околоцветником (*bra*, *bra tfl1*). Строение такого терминального цветка с варьирующим числом органов (3-5 чашелистиков, лепестки отсутствуют (50% случаев) или их 4-5, 2-4 тычинки и 1 плодolistик)

отличается от типичного строения бокового цветка (4 чашелистика в двух кругах, 4 лепестка в одном круге, 6 тычинок в двух кругах и 2 сросшихся плодolistика).

- (2) Терминальный цветок без околоцветника, содержащий только плодolistики и тычинки (*tfl1* на коротком дне, *tfl2*): плодolistики располагаются в центре, но иногда на периферии терминальной структуры.
- (3) Терминальная структура с околоцветником, содержащая несколько гинецеев и увеличенное число остальных органов (*tfl1* на длинном дне). Такую терминальную структуру интерпретируют как результат объединения (неразделения) нескольких цветков (Пенин и др., 2005).

Простая и стабильная диаграмма цветка с наличием всех типов органов у дикого типа; возможность получить взрослое цветущее растение в течение 2-х месяцев практически круглогодично; открытое эбрактеозное соцветие у дикого типа; большая изученность функций генов *A. thaliana*; наличие не менее двух генов *TFL1*, *TFL2*, отвечающих за поддержание меристемы соцветия в недифференцированном виде; периодическое появление у мутантов *tfl1* и *tfl2* брактеев на соцветии – причины, по которым мы выбрали именно *A. thaliana* и его мутанты *tfl1* и *tfl2* для изучения закономерностей формирования терминальных цветков.

Гомологами генов *LFY* и *TFL1* *A. thaliana* у *Antirrhinum majus* L. являются *FLORICAULA (FLO)* (Weigel, 1992) и *CENTRORADIALIS (CEN)*, соответственно (Bradley, 1997). У *cen* мутантов *A. majus* также развивается терминальный цветок на верхушке соцветия (Bradley, 1996). У растений дикого типа *A. majus* латеральный цветок имеет следующее строение: 5 чашелистиков в одном круге, 5 сросшихся у основания в трубку лепестков (брюшной, два боковых и два спинных), 4 тычинки (две длинных брюшных, две коротких боковых) и один спинной стаминодий, 2 сросшихся плодolistика (Endress, 1992; Luo et al., 1995). Число органов в терминальном цветке варьирует: 6 ± 1 чашелистиков, расположенных по спирали; 5 лепестков располагаются по кругу (их число мало варьирует); 5-6 тычинок; два, редко три, сросшихся плодolistика (Bradley, 1996).

Ортологи генов *LFY/FLO* найдены у многих видов растений, в том числе и у злаков. В геноме *Zea mays* L. нашли 2 гомолога гена *LFY* – гены *ZFL1* и *ZFL2*. Так же, как и у высших двудольных, у кукурузы эти гены отвечают за переход в репродуктивную фазу и участвуют в регуляции формирования флоральных примордиев, регуляции генов, контролирующих развитие органов цветка, и в определении структуры соцветия (Bomblies et al., 2003). Гомологами гена *TFL1* у *Z. mays* является семейство генов *ZEACENTRORADIALIS1 (ZCN)* (Danilevskaya et al., 2010; Chang et al., 2011). У риса

Oryza sativa L. выделен ген *RFL* (с тем же числом и положением интронов, что и гены *LFY* и *FLO*; его продукт сходен на 44 и 48% с продуктами соответствующих генов), который экспрессируется в апикальных участках молодых метелок, но не во флоральной меристеме. *FLO* отвечает за формирование и ветвление сложного соцветия, но не за формирование примордиев цветков. Следовательно, механизмы формирования флоральных примордиев у злаков могут быть иными, чем у двудольных растений (Kyozuka et al., 1998). Несмотря на высокое сходство последовательности генов кукурузы *ZFL1* и *ZFL2* с геном риса *RFL*, их функция больше сходна с функцией гена *LFY*. При суперэкспрессии генов *RCN1* и *RCN2* у *O. sativa* мутанты имеют схожий фенотип (позднее зацветание, сильно ветвящееся соцветие), как и трансгенные растения *A. thaliana* с суперэкспрессией *TFL1* (например, Nakagawa et al., 2002; Malcomber et al., 2006, Teo et al., 2014). Однако мутанты с потерей функции генов *RCN1* и *RCN2* не имеют ярко выраженного признака наличия/отсутствия терминального колоска, а характеризуются уменьшением степени ветвления и длины соломины, часто развивается только одна метелка с меньшим числом колосков (Ariyaratna et al., 2011).

Сложная структура соцветий, неоднозначная интерпретация цветков злаков, сильная специализация к ветроопылению, высокая эволюционная продвинутость группы, различия в функциях сходных генов даже внутри одной группы (злаки), известные гены, которые отвечают за наличие/отсутствие терминального колоска, а не цветка – причины, по которым злаки не выбраны нами в качестве модельного объекта исследований для изучения закономерностей формирования терминального цветка.

Раздел 1.2. Обзор литературных данных по строению растений дикого типа и мутантов *tfl1* и *tfl2* *A. thaliana*

Необходимо остановиться на важнейших особенностях морфологии растений дикого типа и мутантов *tfl1* и *tfl2* *A. thaliana*, которые нашли отражение в опубликованных статьях.

1.2.1. Строение растений дикого типа.

Общая морфология. На растении дикого типа на укороченной части главной оси располагаются листья, собранные в розетку, на удлиненной части также есть листья (их обычно называют стеблевыми) и терминальное открытое эбрактеозное соцветие – кисть (в данной работе для краткости мы называем термином «соцветие» элементарное соцветие). Филлотаксис спиральный с углом расхождения, близким к 137,5°. Органотаксис главной оси начинается розеточными листьями и дальше продолжается стеблевыми листьями и цветками. У растений дикого типа главное соцветие начинает развиваться, когда на побеге сформируются стеблевые листья с плохо различимым черешком (в отличие от розеточных

листьев, имеющих хорошо развитый черешок). Цветки располагаются на оси соцветия спирально с углом расхождения около $137,5^\circ$. В пазухах стеблевых листьев закладываются ветви второго порядка (Alvarez et al., 1992). После образования одного-трех стеблевых листьев на них начинается заложение цветков. Такие соцветия, повторяющие по своему строению главное соцветие, согласно терминологии W. Troll (1964) мы будем называть паракладиями. На ветвях второго порядка могут возникать ветви третьего порядка и т.д. Наблюдения проводились в течение 20-30 дней (Alvarez et al., 1992), за это время на растении образовались 4 порядка ветвления. Также репродуктивные побеги могут развиваться из пазух розеточных листьев. J. Alvarez et al. (1992) считают их соцветиями первого порядка, однако на наш взгляд – это паракладии. Данная интерпретация следует из представлений W. Troll (1964) о том, что однолетнее растение целиком может рассматриваться как синфлоресценция. Паракладии, расположенные в пазухах листьев розетки, формируются в базипетальном направлении и могут ветвиться (см.: Alvarez et al., 1992; Hempel, Feldman, 1994). Нижние ветви (розеточные паракладии), развивающиеся на репродуктивных побегах, расположенных в пазухах розеточных листьев, (побеги второго порядка по J. Alvarez et al., 1992, а по нашей терминологии – оси третьего порядка) чаще ветвятся, чем верхние ветви (стеблевые паракладии). По данным F.D. Hempel и L.J. Feldman (1994) все паракладии развиваются в базипетальном направлении.

Цветок типичного строения имеет 4 чашелистика в двух кругах, 4 лепестка в одном круге, 2 короткие тычинки (внешний круг), 4 длинные тычинки (внутренний круг), 2 сросшихся плодолистика. Все тычинки в цветке *A. thaliana* интрорзные. Преимущественно такие цветки и развиваются в соцветии, однако проведенным исследованиям (Чуб, Пенин, 2004), у дикого типа есть полиморфизм цветков: относительно часто происходит редукция 1 или 2 коротких тычинок или на месте 2 длинных тычинок находятся 1-2 группы из 3 тычинок. Иногда наблюдается поворот гинецея и андроцея на 90° относительно околоцветника и развитие пестика из 3 плодолистиков и 3 пар длинных тычинок (Чуб, Пенин, 2004).

Морфогенез цветка и особенности строения флоральных органов у растений дикого типа. D.R. Smyth et al. (1990) описали развитие цветка *A. thaliana* дикого типа и выделили 12 стадий морфогенеза. Первая стадия начинается с образования флорального примордия. Затем примордий увеличивается в размере в ширину и отделяется от апекса соцветия, достигнув размеров 22 на 25 мкм. С момента отделения начинается вторая стадия, в течение которой флоральный примордий продолжает увеличиваться в размере. Начало дифференциации чашелистиков маркирует начало третьей стадии. Сначала развивается примордий абаксиального чашелистика, затем адаксиального, а потом и

латеральных. Чашелистики увеличиваются в размерах и постепенно закрывают весь цветок. С момента, когда первый чашелистик, изогнувшись, закроет цветок, начинается четвертая стадия, в течение которой растет цветоножка. Пятая стадия начинается с дифференциации тычинок и лепестков. Сначала формируются удлиненные примордии 4 тычинок и маленькие примордии лепестков в основании чашелистиков. Чуть позже на пятой стадии формируются примордии двух боковых тычинок. Как только все чашелистики сомкнутся и закроют цветок, начинается шестая стадия. На шестой стадии примордии длинных тычинок отделяются от центральной еще недифференцированной части, короткие тычинки немного опаздывают в развитии и отделяются позже длинных. Лепестки увеличиваются в размерах, хотя и остаются все еще маленькими. Периферия центральной части активно удлиняется, образуя трубку пестика, внутри которой будут закладываться семязачатки. Седьмая стадия начинается, когда у длинных тычинок начинают формироваться тычиночные нити. Примордии лепестков полусферические, но все еще маленькие. Восьмая стадия начинается, когда пыльник длинных тычинок дифференцируется на части (с его адаксиальной стороны становится видна борозда, разделяющая теки пыльника). В течение восьмой стадии лепестки усиленно растут. С дифференциацией лепестков на ноготок и отгиб начинается девятая стадия, на которой происходит рост и удлинение всех органов, особенно лепестков. Гинецей продолжает удлиняться как полая трубка. Чашелистики растут одновременно с другими органами, и поэтому цветок остается закрытым. Десятая стадия начинается, когда лепестки достигают размера коротких тычинок. Вскоре следует одиннадцатая стадия, когда гинецей развивает на верхушке рыльцевые папиллы. Лепестки достигают высоты длинных тычинок, и с этого начинается двенадцатая стадия. Активно удлиняются тычиночные нити и в итоге тычинки достигают своей конечной длины. Формируется пестик, где теперь есть четкая граница между рыльцем и столбиком. Двенадцатая стадия заканчивается, когда открывается цветок. Лепестки находятся под чашелистиками и быстро удлиняются, раздвигая сомкнутые чашелистики. Рыльце готово к восприятию пыльцы.

L.L. Hensel с соавторами (1994) исследовала процесс остановки развития соцветия у дикого типа *Landsberg erecta A. thaliana*. На 20 день выращивания растение дикого типа перестало производить новые флоральные примордии, и 5 из 9 цветков, находящихся на первой-пятой стадии развития, остановились в своем развитии, в то время, как остальные продолжили свое развитие и в итоге образовали плоды (Hensel et al., 1994). После остановки развития главного соцветия в течение 2 дней меристемы боковых соцветий также останавливали свое развитие. После полной остановки развития 10-30% меристем соцветий снова начинает пролиферативную активность через 2-3 недели. Остановившиеся

в своем развитии цветки так и остаются абортивными, однако новые заложившиеся примордии на оси соцветия развиваются в цветки и образуют плоды, что свидетельствует о состоянии покоя в котором находится апекс, а не в дегенеративном состоянии. Авторы (Hensel et al., 1994) предлагают называть такую остановку в развитии как глобальную остановку пролиферативного роста. Время покоя меристемы соцветия в норме 2-3 недели, но если удалить все плоды растения через 2 дня после остановки, то меристема активируется.

В зрелом цветке все типы органов имеют хорошо выраженные отличия (Smyth et al., 1990). Чашелистики имеют много устьиц на абаксиальной стороне, расположенных между неправильно расположенными эпидермальными клетками, причем среди них всегда есть характерные длинные продольные клетки. Край чашелистика может быть слегка светло-зеленым. Также снаружи чашелистики могут нести неветвящиеся волоски. На внутренней стороне нет ни удлинённых клеток, ни устьиц. Лепестки белые, с обеих сторон одинаковые, с эпидермой, состоящей из куполообразных (конических) клеток, вытянутых в радиальном направлении. Лепестки не имеют устьиц. Поверхность пыльников покрыта клетками одинаковой формы, которые отличаются по очертаниям от эпидермальных клеток других органов. Нектарники в виде небольших бугорков находятся в основании тычинок, на поверхности нектарников есть несколько устьиц. Поверхность завязи покрыта вертикально вытянутыми клетками, на коротком столбике эти клетки еще более удлинены и перемежаются с устьицами, на рыльце есть папиллы.

Васкулатура оси соцветия растений дикого типа. Внутри оси соцветия в диком типе идет 7-8 пучков (Altamura et al., 2001). В исследованиях J. Kang et al. (2003) и N. Dengler (2006) по васкулатуре растений дикого типа *A. thaliana* приводится описание васкулатуры соцветия растений, выращенных на длинном дне. Растения, выращенные на длинном дне, после формирования 8-11 листьев переходят к формированию терминального соцветия, в то время как растения, выращенные на коротком дне, намного дольше остаются в вегетативной фазе, формируя за время проведения эксперимента (4 недели) 18-20 листьев (Kang et al., 2003). Нижние цветки снабжаются двумя пучками при этом проводящая система закрытого типа, в то время как верхние цветки снабжаются только одним пучком и проводящая система становится открытого типа. В нижние цветки пучки отделяются от васкулярных симподиев, соответствующих $n+5$ и $n+8$ парастихам. После образования 1 цветка на каждый из $n+5$ симподиев происходит перестройка проводящей системы от закрытой к открытой, после чего в цветки уходят только пучки, отходящие от $n+5$ симподиев. К этому моменту сформировано около 16 боковых органов

(2 семядоли, 9 листьев и 5 цветков) на главной оси (Kang et al., 2003; Dengler, 2006). Авторы не обсуждают причины перехода от закрытой проводящей системы к открытой.

1.2.2. Морфологические особенности мутантов *tfl1* и *tfl2*.

Мутанты по генам *TFL1* и *TFL2* ниже растений дикого типа и имеют закрытое соцветие, на котором могут появляться выраженные брактеи (Shannon, Meeks-Wagner, 1991; Larsson, 1998, Пенин и др., 2005). При выращивании на длинном дне у мутанта *tfl1-1* на 14 день видно соцветие и сформировано около 5-6 розеточных листьев, а у дикого типа соцветие становится заметным лишь на 24 день, и к этому моменту формируется 10 розеточных листьев (Shannon, Meeks-Wagner, 1991). Мутант *tfl2* на 15 день после посева имеет достаточно развитое соцветие, в то время как мутант *tfl1* находится еще на стадии розетки, и междоузлия соцветия лишь только начинают удлиняться (Larsson, 1998). Растения мутанта *tfl2* зацветают раньше, чем растения *tfl1*, при выращивании как на длинном, так и на коротком дне. Растения мутанта *tfl2* при выращивании в условиях короткого дня замедляют свое развитие менее, чем в 2 раза, в то время как растения *tfl1* и растения дикого типа замедляются в развитии в 3 и 5 раз соответственно (Shannon, Meeks-Wagner, 1991; Larsson, 1998). Таким образом, чувствительность к фотопериоду у мутанта *tfl2* намного меньше, чем у *tfl1* и дикого типа, при том, что полностью она не утрачивается. Несмотря на меньший размер растений мутанта *tfl2* по сравнению с диким типом, пропорции строения сохраняются как в диком типе. Небольшая высота вызвана не укорочением междоузлий, а ранней терминацией оси. Однако розетки листьев у растений *tfl2* по размеру меньше, чем у *tfl1-1* и меньше, чем у дикого типа (Larsson, 1998). Хотя форма и расположение устьиц у дикого типа и мутанта *tfl2* одинаковые, размер клеток эпидермы на розеточных листьях мутанта *tfl2* в 5 раз меньше размера клеток у дикого типа. Таким образом, главной причиной небольших размеров является именно недостаточный рост клеток, а не их уменьшенное деление (Larsson, 1998). На соцветии растений *tfl1-1*, выращенных на длинном дне, образуется 1-6 боковых цветков. Терминальный цветок *tfl1-1* обычно сидячий и, по мнению авторов, может срастаться с 2-3 верхними боковыми цветкам. У терминального цветка может полностью отсутствовать околоцветник, хотя чаще в его состав входят карпелоидные чашелистики (Shannon, Meeks-Wagner, 1991). Терминальный цветок у растений *tfl2* развивается как отдельный цветок с хорошо выраженной цветоножкой и лишь иногда сидячий и тесно приближенный к последним боковым цветкам подобно тому, что наблюдается у растений мутанта *tfl1* (Larsson, 1998). У обоих мутантов в составе терминального цветка могут быть органы химерной природы (Shannon, Meeks-Wagner, 1991; Larsson, 1998). Иногда у растений *tfl2* последний боковой цветок имеет в своем составе карпелоидные органы. При увеличении

карпелоидных органов в терминальном цветке происходит потеря лепестков. Таким образом, характеристики терминальных цветков у мутантов *tfl1* и *tfl2* в целом общие, но дефекты в цветке и их вариации выражены сильнее у *tfl2*. У двойных мутантов *tfl1 tfl2* фенотип более жесткий, чем у одиночных мутантов. При выращивании на коротком дне растения дикого типа и мутант *tfl2* производят в среднем 3 боковых меристемы соцветия, в то время, как *tfl1* и *tfl1 tfl2* производят 1-2 боковых меристемы соцветия. Растения двойного мутанта *tfl1 tfl2* формируют либо только терминальный цветок, либо терминальный цветок и 1-2 боковых цветка, ассоциированных с ним. Сам терминальный цветок двойного мутанта *tfl1 tfl2* представлен наиболее редуцированной морфологической структурой из того спектра терминальных структур, которые наблюдаются у мутанта *tfl2* (Larsson, 1998).

Литературных данных по морфогенезу соцветия и терминального цветка, по васкулатуре соцветий и иннервации терминального цветка у мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* нет.

Раздел 1.3 Обзор литературных данных по изучаемым видам представителей *Alismatales*

1.3.1. Объем и родственные связи порядка *Alismatales*

Порядок *Alismatales*, в состав которого входят гидро- и гелофиты, считается одним из рано дивергировавших порядков однодольных растений. Объем этого порядка был существенно пересмотрен с использованием молекулярно-филогенетических данных (например, APG, 1998; Chase, 2004). Система Angiosperm Phylogeny Group (APG, 1998; APG II, 2003; APG III, 2009) была создана на основе целого ряда филогенетических деревьев, в особенности деревьев, построенных при анализе нуклеотидных последовательностей трех участков ДНК (18S rDNA, *rbcL* и *atpB*) у большой выборки покрытосеменных растений, а также на других формах таксономической информации. В первом варианте система APG (1998) включала 462 семейства, собранных в 40 предположительно монофилетических порядков и несколько монофилетических групп более высокого ранга. В следующих вариантах системы (APG II, 2003; APG III, 2009) были учтены дополнительные молекулярно-филогенетические данные, что привело к уточнению объема некоторых семейств и добавлению небольшого числа новых порядков и семейств. Впрочем, эти изменения не коснулись объема интересующего нас порядка *Alismatales* и представлений о его родственных связях с другими группами покрытосеменных растений. На рис. 1 приведено молекулярно-филогенетическое дерево из работы APG III (2009), отражающие взаимоотношения между порядками покрытосеменных растений. Из этого дерева видно, что первая дихотомия на

филогенетическом древе однодольных растений ведет к разделению порядка Acorales (с единственным семейством Acoraceae и одним родом *Acorus*) и всех прочих однодольных, среди которых порядок Alismatales представляет собой сестринскую группу по отношению к большой кладе, объединяющей остальные порядки Monocotyledones.

Порядок Alismatales в понимании Angiosperm Phylogeny Group включает все семейства, отнесенные в системе А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) к надпорядку Alismatanae, а также семейства Tofieldiaceae и Araceae (включая Lemnaceae), представители которых отнесены в системе А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) к надпорядку Aranae. Система Angiosperm Phylogeny Group отличается от системы Takhtajan (2009) и многих других авторов в целом более широким объемом большинства порядков и семейств. В частности, в пределах подкласса Alismatidae А.Л. Тахтаджян (Takhtajan, 2009) выделял порядки Hydrocharitales, Alismatales, Potamogetonales, которые в системе APG включены в состав Alismatales. Также семейства Zannichelliaceae и Najadaceae, выделяемые А.Л. Тахтаджяном в его работах (1966, 1987, 2009), в системе APG включены в состав семейств Potamogetonaceae и Hydrocharitaceae соответственно, и, согласно этой системе, в определитель П.Ф. Маевского (Папченков и др., 2014).

Представления о близости семейств Juncaginaceae, Potamogetonaceae и Ruppiaceae, в которые входят эти рода, обобщены, в частности, в работах А.Л. Тахтаджяна (1966, 1987, 2009). По мнению автора системы, семейство Juncaginaceae тесно связано с Potamogetonaceae. Семейство Ruppiaceae не напрямую, а через ряд семейств (Cymodoceaceae, Zannichelliaceae), тесно связанных друг с другом, связано с Potamogetonaceae (Takhtajan, 2009). Отметим, что все три интересующих нас семейства в новой системе (Takhtajan, 2009) относятся к одному порядку Potamogetonales. Число порядков в надпорядке Alismatanae (Takhtajan, 2009) стало таким же, как и в работе 1966 г., хотя их набор и объем был значительно пересмотрен.

Другая система, также построенная преимущественно на морфологических данных, предложена А. Cronquist (1988). В ней в составе подкласса Alismatidae принят порядок Najadales, в который включены семейства Aponogetonaceae, Scheuchzeriaceae, Juncaginaceae, Potamogetonaceae, Ruppiaceae, Najadaceae, Zannichelliaceae, Posidoniaceae, Cymodoceaceae, Zosteraceae. Таким образом, интересующие нас семейства также объединены в один порядок, но в другой (Najadales), чем в системах А.Л. Тахтаджяна (1966, Takhtajan, 2009). В порядок Alismatales А. Cronquist (1988) включал 3 других семейства: Butomaceae, Limncharitaceae, Alismataceae.

Эволюционная история порядка Najadales показывает, как происходила редукция цветка вследствие адаптации к водным условиям жизни (Cronquist, 1988).

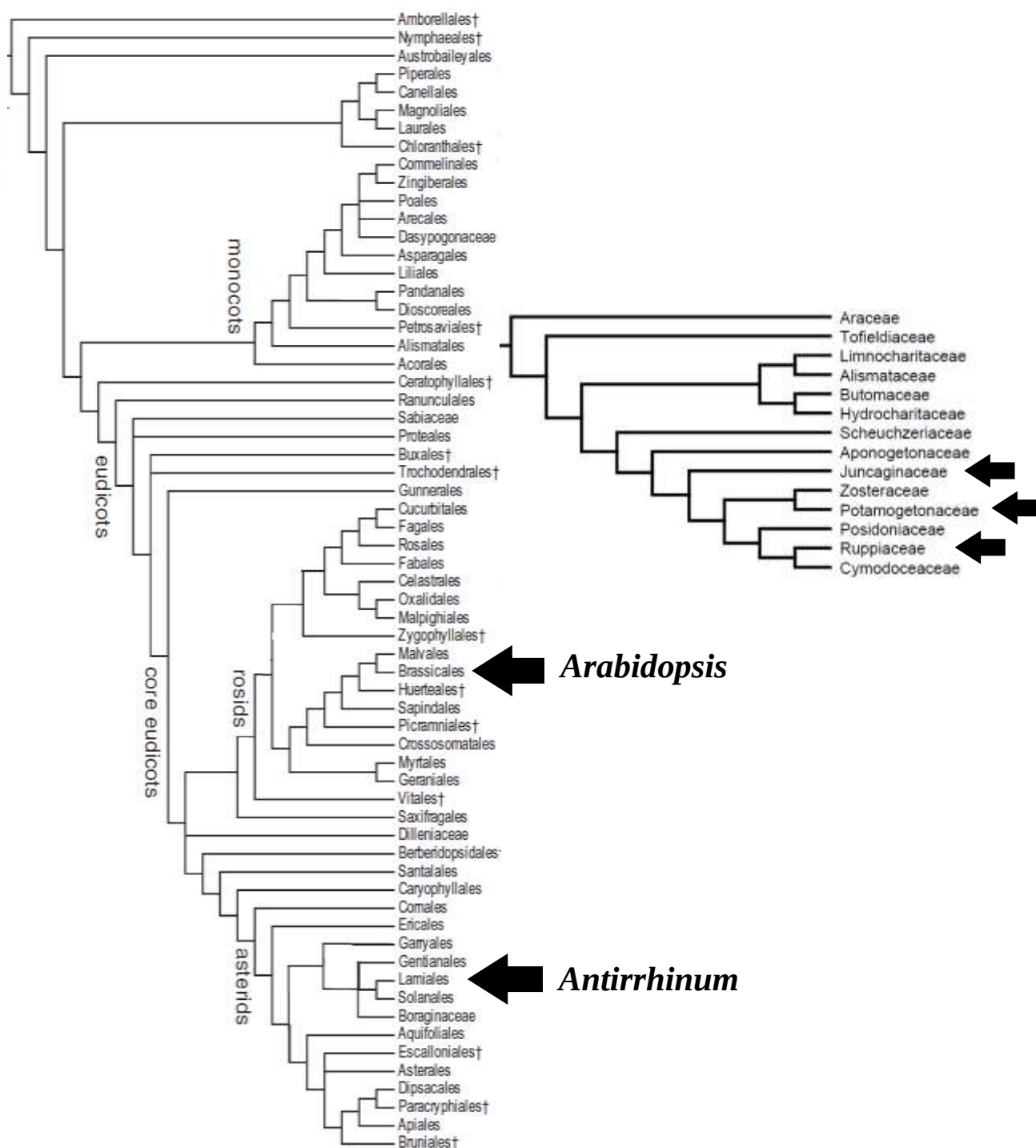


Рисунок 1. Молекулярно-филогенетические деревья.

Слева: фрагмент молекулярно-филогенетического дерева из работы APGIII (2009), отражающий взаимоотношения между порядками покрытосеменных растений. Большими стрелками показано положение важнейших модельных объектов изучения генетики развития растений. (Значки после названий порядков не имеют отношений к обсуждаемым в нашей работе вопросам.) Справа: филогенетические взаимоотношения между семействами порядка Alismatales (по Haston et al., 2007). Более мелкими стрелками показано положение семейств, к которым относятся изученные нами объекты (Juncaginaceae, Ruppiaceae, Potamogetonaceae). Дерево показывает, что выбранные нами представители однодольных в эволюционном отношении очень далеки от *Arabidopsis* и *Antirrhinum*.

Таким образом, семейство Juncaginaceae представляется одним из самых примитивных, так как представители этого семейства – полупогруженные в воду растения, обитающие по берегам водоемов.

Представители семейства Potamogetonaceae – водные растения, обитающие в пресных водоемах, с погруженными или плавающими на поверхности листьями, однако их колоски часто приподняты над водой. В семейство Ruppiaceae входят уже полностью погруженные растения, обитающие в водоемах с различной соленостью. В данном ряду можно наблюдать редукцию цветка и соцветия: у Juncaginaceae отсутствуют брактей, у Potamogetonaceae по сравнению с Juncaginaceae мы видим уменьшение числа листочков околоцветника и срастание их с противолежащими им тычинками. Цветок Ruppiaceae несет черты еще большей редукции. У Ruppiaceae, согласно описанию А. Cronquist (1988), околоцветника нет, хотя по другой интерпретации маленькая чешуйка, прикрепленная к абаксиальной стороне связника каждой тычинки, представляет собой редуцированный листочек околоцветника (например, Цвелев, 1982; Мавродиев, Соколов, 1998).

Не только данные по морфологии и анатомии свидетельствуют о близости семейств Juncaginaceae, Potamogetonaceae и Ruppiaceae. Молекулярные данные о филогении однодольных в целом также говорят о близости представителей этих семейств между собой. На рис. 1 приведен фрагмент молекулярно-филогенетического дерева однодольных растений из компилятивной работы Е. Haston et al. (2007). Похожие по топологии деревья приведены и в других работах (например, Janssen, Bremer, 2004; Les, Tippery, 2013). Из дерева на рис. 1 мы видим, что по ряду вопросов молекулярные данные не согласуются с представлениями А.Л. Тахтаджяна (1966, 1987). В частности, Ruppiaceae по молекулярным данным не могут быть потомками Potamogetonaceae и вообще не являются ближайшими родственниками рдестовых. Видимо, основываясь на этих данных, в своей более поздней работе А.Л. Тахтаджян более осторожно говорит о тесноте связей между семействами, а не об отношениях по типу предок-потомок (Takhtajan, 2009).

1.3.2 Обзор литературных данных по строению *Triglochin*, *Potamogeton*, *Stuckenia*, *Groenlandia* и *Ruppia*

Дадим краткое описание исследуемых видов растений, а также обобщим существующие в литературе данные о морфогенезе и васкулатуре их цветков типичного строения.

1.3.2.1 *Triglochin*

Общая морфология и экология. Виды *Triglochin* (Juncaginaceae) – влаголюбивые растения, обычно растущие на болотах и болотистых лугах, по берегам водоемов (рис. 2, Цвелев, 1982).

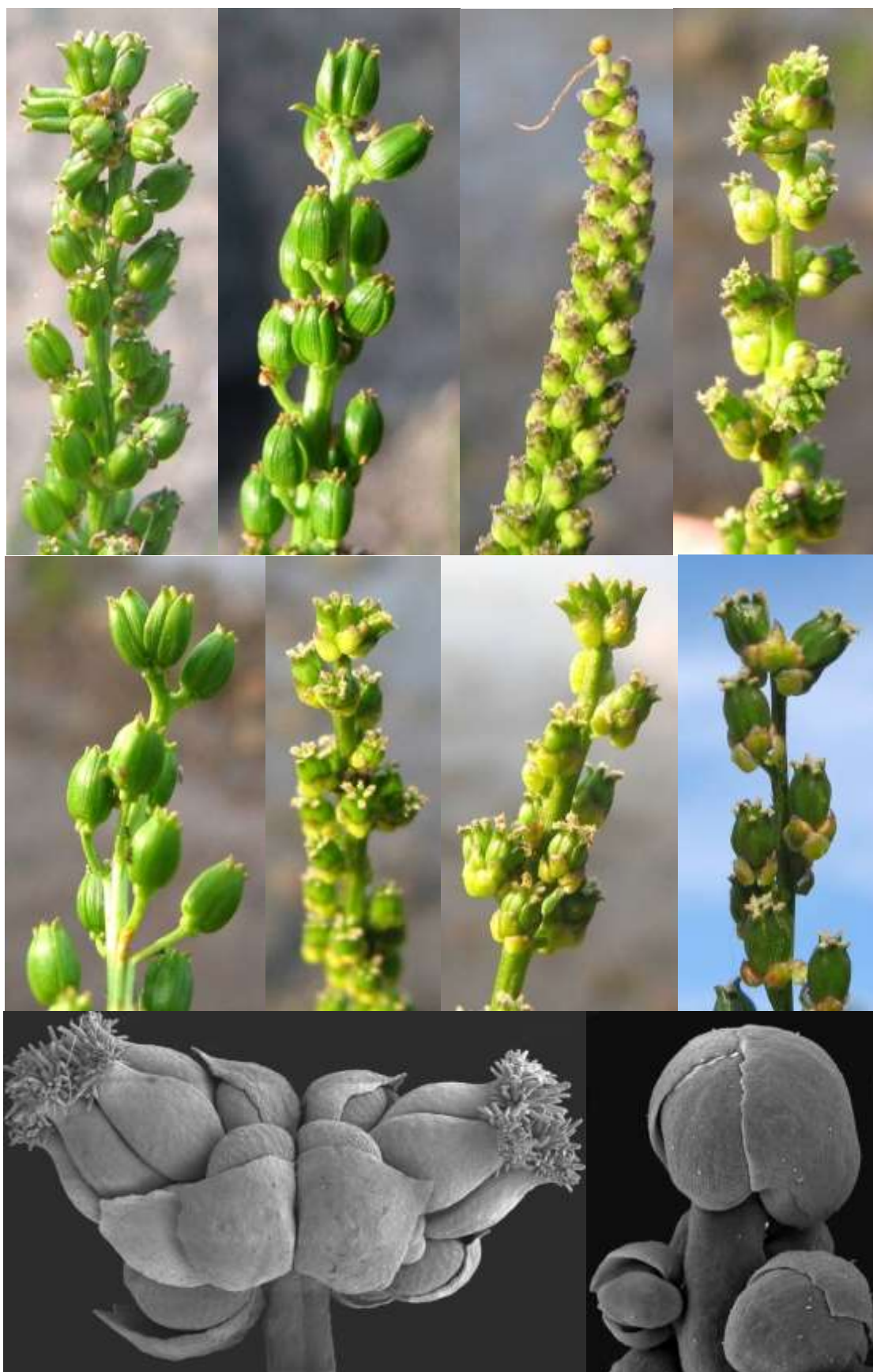


Рисунок 2. Разнообразие структур на верхушке соцветия *T. maritima*. Фотографии предоставлены Д.Д. Соколовым и М.В. Ремизовой.

У *Triglochin maritima* L. укороченные побеги с розетками листьев, расположенных двурядно. Предлистья с развитой пластинкой и двумя киями (Ремизова, 2008). Соцветие представляет собой густую многоцветковую кисть, прицветники в соцветии отсутствуют. Положение соцветия в системе побегов терминальное. Обычно соцветие заканчивается терминальным цветком более или менее типичного строения (Buzgo et al., 2006; Sokoloff et al., 2006). Однако иногда встречаются полимерные терминальные образования (Sokoloff et al., 2006; Ремизова, 2008), элементы которых расположены без видимого порядка и иногда могут включать нитчатые или трубчатые структуры (рис. 2).

Также в ряде случаев верхушечная меристема не образует терминального цветка, а преобразуется в голый участок оси (Sokoloff et al., 2006; Ремизова, 2008). Цветки типичного строения обоеполые, актиноморфные и 3-членные.

Расположенные двумя кругами 6 листочков околоцветника имеют оригинальное строение: с внутренней (верхней) стороны они сильно вогнуты и напоминают створку раковины. В пространстве, образованном вогнутой частью листочка, расположен почти сидячий пыльник, прикрепленный к основанию листочка. Таким образом, тычинки расположены здесь двумя кругами, но не чередуются с сегментами околоцветника, а противостоят им, что позволило некоторым авторам (Miki, 1937; Uhl, 1947) принимать листочки околоцветника у триостренника за прицветники (брактеи), а весь цветок – за соцветие из нескольких однополых цветков. Гинецей у видов триостренника состоит из 6 расположенных в двух тримерных кругах плодолистиков, которые обычно полностью срастаются друг с другом вдоль своих брюшных частей (Цвелев, 1982). По другой интерпретации, плодолистики прирастают к удлинённому цветоложу, что приводит к образованию псевдосинкарпного гинецея (Igersheim et al., 2001; Ремизова, 2008). Гинецей же *Triglochin palustris* L. состоит из шести сросшихся плодолистиков: три вполне развитых плодолистика (Цвелев, 1982) внутреннего круга (Ремизова, 2008), и три стерильных плодолистика наружного круга.

Развитие цветка. Цветки *T. maritima* закладываются на оси соцветия по спирали в акропетальной последовательности. Первым в цветке появляется медианный листочек околоцветника первого круга, именно на его образование расходуется большая часть объема меристемы цветка. Вследствие своего быстрого развития он полностью закрывает формирующиеся после части цветка. После заложения медианного листочка околоцветника формируются боковые листочки околоцветника, напротив них появляются примордии тычинок наружного круга. Чередясь с наружными листочками околоцветника, возникают листочки околоцветника внутреннего круга (все одновременно, т.е. асинхронности в заложении у них не наблюдается) и за ними формируются

примордии внутреннего круга тычинок. Листочки околоцветника внутреннего круга развиваются очень медленно. Сначала закладываются плодолистики внешнего, потом – внутреннего круга. Примордии плодолистиков – полусферические. Эти данные были показаны в ряд работ (Buzgo et al., 2006; Ремизова, 2008; Remizowa et al., 2013). При этом М.В. Ремизова (2008), в отличие от М. Buzgo et al. (2006) отмечает наличие небольших выростов при основании каждого из плодолистиков или только плодолистиков наружного круга триостренника морского. Эти выросты развиваются на поздней стадии морфогенеза цветка, и их морфологическая природа остается неясной.

W.A. Charlton (1981) обратил внимание на некоторые необычные, по его мнению, особенности морфогенеза соцветия *T. maritima*. В частности, соцветие этого растения на ранних стадиях морфогенеза имеет слабо выраженное дорзивентральное строение. Дорзивентральность выражена в форме молодого соцветия и в различной скорости развития примордиев с двух сторон оси соцветия.

В морфогенезе цветка у *T. palustris*, *T. bulbosa* L., *T. barrelieri* Loisel (Remizowa et al., 2013a) в отличие от *T. maritima* все части наружного круга околоцветника закладываются одновременно или два боковых листочка околоцветника наружного круга немного опережают медианный. Эти два типа заложения наружных листочков околоцветника могут встречаться на одном и том же соцветии у разных цветков *T. barrelieri*. У *T. palustris* и *T. barrelieri* (Remizowa et al., 2013a) примордии наружных листочков околоцветника одинаковые, а у *T. bulbosa* размер примордия абаксиального листочка околоцветника заметно превышает размер примордиев боковых листочков околоцветника. Тычинки наружного круга и листочки околоцветника внутреннего круга появляются почти одновременно и сразу за ними формируются зачатки внутренних тычинок. Как и у *T. maritima* внутренние листочки околоцветника задерживаются в своем развитии и ранние этапы развития цветка защищены только наружными листочками околоцветника и окружающими их листьями (Remizowa et al., 2013a).

Васкулатура оси соцветия и цветка. В оси соцветия у растений всех видов *Triglochin* механическая ткань представлена кольцом склеренхимы, соединяющейся с маленькими внешними пучками или частично сливающейся с механической обкладкой внешних пучков. Проводящая система представлена одним кольцом коллатеральных пучков с бедно развитой механической обкладкой. Сердцевина широкая, представлена системой воздухоносных каналов, отделенных один от другого однорядной диафрагмой, которая может позже разрушаться, образуя центральную полость (Tomlinson, 1982).

У *T. maritima* в цветоножке расположен один проводящий пучок. От него отходит три пучка в листочки околоцветника наружного круга. Пучки тычинок отделяются от

стелы немного выше пучков листочков околоцветника. Пучок листочка околоцветника не ветвится и проходит практически до самой верхушки листочка. Тычиночный тяж представлен мощным пучком, который продолжается на небольшое расстояние в связнике. Дальше идет внутренний круг пар листочек околоцветника - тычинка. Пучки к ним отходят таким же образом, как и в первый наружный круг: сначала от центрального пучка цветоножки отходят пучки в листочки околоцветника, затем в тычинки. Затем от стелы отделяются три пучка, идущие к наружному кругу плодолистиков, каждый из этих пучков почти сразу раздваивается на спинной и брюшной пучки плодолистика. Вентральный пучок, входя в плодолистик, разделяется на два. Оставшийся центральный пучок оси цветка делится на три пучка, подходящие к внутреннему кругу плодолистиков. Эти пучки, так же, как и в предыдущем случае, разделяются на дорзальный и два вентральных пучка (Uhl, 1947).

У *T. palustris* васкулатура цветка в целом сходная, однако проводящие пучки, иннервирующие стерильные плодолистики, не ветвятся (Tomlinson, 1982).

В литературе нет данных о числе пучков, снабжающих боковые цветки и терминальный цветок, их перестройках по ходу оси соцветия.

1.3.2.2 *Potamogetonaceae*

Объем рода *Potamogeton*. Объем рода *Potamogeton* принимается разными авторами по-разному. Предложения о выделении из состава *Potamogeton* родов *Groenlandia* (по супротивным листьям и двухцветковому соцветию) и *Stuckenia* (по наличию влагалищных листьев), были сделаны давно (Gay, 1854; Börner, 1912 цит. по Ceccarelli et al., 2008), однако лишь дальнейшее накопление морфологических, молекулярно-филогенетических данных и данных по хромосомным числам позволило сегодня многим ученым признать выделение этих родов (например, Wiegand, Kaplan, 1998; Цвелев, 2000; Les, Tippery, 2013). U. Posluszny a. R. Sattler (1973) в своей важной морфологической работе не выделяют род *Groenlandia* из состава *Potamogeton*. С.В. Юзепчук (1934), Н.Н. Цвелев (1979) и Р.В. Tomlinson (1982) выделяют род *Groenlandia*, однако эти авторы, как и ряд других (Uhl, 1947; Singh, 1965; Ceccarelli et al., 2008; Папченков и др., 2014) не признают род *Stuckenia*. Узкое понимание рода *Potamogeton* не противоречит молекулярно-филогенетическим данным, полученным в результате комбинированного анализа участков ядерной (5S-NTS) и хлоропластной ДНК (*trnL* + *psbA-trnH*), по которым виды, выделяемые в род *Stuckenia*, образуют одну общую кладу, сестринскую по отношению к *Potamogeton* s.str., а *Groenlandia* занимает сестринское положение по отношению к *Potamogeton* s.str. + *Stuckenia*. Для *Groenlandia* характерны следующие отличительные черты: супротивно расположенные листья без

прилистников, плод – костянка, зимующие структуры, отличные от туррионов *Potamogeton*, двухцветковые колоски, гаплоидное число хромосом $n=15$ (у *Potamogeton* – $n=13$ и редко $n=14$) (Wiegleb, Kaplan, 1998). Для *Stuckenia* характерно наличие влагалищных листьев и особый тип опыления – гидрофилия в отличие от видов *Potamogeton*, для которых характерна анемофилия (Wiegleb, Kaplan, 1998).

Внутри рода *Potamogeton* s.str. или подрода *Potamogeton* при широком понимании рода (Мязметс, 1979) выделяют 3 секции: *Potamogeton* (включает многолетние растения с 2 типами листьев и округлыми стеблями), *Graminifolii* (однолетние растения с погруженными листьями и зимующими почками), *Batrachoseris* (включает только 1 вид – *P. crispus*, многолетнее растение с погруженными листьями и четырехгранным сплюснутым стеблем, особенности гинецея).

Общая морфология и экология. К роду *Potamogeton* принадлежат водные растения разнообразного облика с возвышающимися над поверхностью воды соцветиями, которые описываются как колосовидные (Цвелев, 1982). Соцветие расположено на безлистной ножке, продолжающей главную ось побега; иногда также развиты соцветия в пазухах одного или двух почти супротивно сближенных листьев, расположенных на главной оси непосредственно под соцветием. У некоторых видов *Potamogeton* цветок не имеет прицветника, у других видов прицветник развит в виде небольшой малозаметной чешуйки, например, у *P. lucens* и *P. natans* (Sokoloff et al., 2006). Цветок в норме обоеполый, актиноморфный, имеющий четыре свободных мясистых листочка околоцветника (два из них трансверзальные, два – медианные), четыре тычинки, противлежащие листочкам околоцветника, четыре плодолистика (Цвелев, 1982). Интересной особенностью тычинок является их необычное расположение: сидячие или почти сидячие пыльники прикреплены здесь к ноготкам листочков околоцветника, составляя единое целое с ними и располагаясь непосредственно над ними (Цвелев, 1982). В норме плодолистиков четыре, свободных, чередующихся с тычинками, однако отмечены и цветки с меньшим или иногда большим числом плодолистиков (Charlton, Posluszny, 1991).

Роды *Groenlandia* и *Stuckenia*, ранее не выделявшиеся из состава *Potamogeton*, имеют сходную с последним структуру соцветий и цветков. *Groenlandia* и *Stuckenia* ранее попадали в выборку при изучении общего строения васкулатуры цветка и других исследований в роде *Potamogeton* s.l. (здесь и далее обозначение *Potamogeton* s.l. подразумевает широкое понимание рода с включением в него родов *Groenlandia* и *Stuckenia*), поэтому мы будем описывать структуру цветка для всего семейства, останавливаясь на особенностях конкретных родов или видов.

Развитие соцветия и цветка. У *Potamogeton* цветки на оси соцветия закладываются в акропетальной последовательности (Remizowa et al., 2013a). Примордии цветков, входящих в состав одной мутовки, появляются одновременно и на одном уровне. При нарушении кругового расположения цветки закладываются спирально. Верхушечная меристема соцветия замирает (тогда формируется типичный открытый колос) либо преобразуется в терминальную цветкоподобную структуру или трубчатую структуру (Sokoloff et al., 2006; Ремизова, 2008).

Далее изложим результаты детального исследования морфогенеза боковых цветков у *Potamogeton richardsonii* (A. Benn.) Rydb. (Posluszny, Sattler, 1974b). Все примордии флоральных придатков возникают в акропетальной последовательности. Сначала почти одновременно закладываются два латеральных примordia листочков околоцветника. Затем образуются два примordia медианных листочков околоцветника: нижележащий развивается немного быстрее. Две латеральные тычинки появляются практически одновременно напротив примордиев латеральных листочков околоцветника и вырастают в виде удлиненного примordia. Вскоре закладываются примордии медианных тычинок напротив медианных листочков околоцветника. Сразу после образования примordia тычинки более быстрый рост наблюдается в его латеральной части, так как идет дифференциация тек пыльников. На этой стадии наблюдается очень небольшое отставание в развитии медианных тычинок от латеральных. Четыре примordia плодолистиков закладываются почти одновременно с началом дифференцированного роста части флорального апекса, обеспечивающего чередующееся положение тычинок и листочков околоцветника. Примордии плодолистиков увеличиваются в объеме, их периферическая часть начинает расти быстрее, таким образом, формируя асцидиатный плодолистик. Вскоре после формирования полости завязи начинается дифференцировка семязачатка. В ней образуется два интегумента, внутренний развивается первым и формирует микропиле. Семязачаток, первоначально прямая, затем становится анатропной (Posluszny, Sattler, 1974b). Сходное развитие цветка описано и для других видов: *P. berchtoldii* Fieber, *P. compressus* L., *P. epigridus* Rafin. (Charlton, Posluszny, 1991); *P. lucens* L. (Charlton, Posluszny, 1991; Remizowa et al., 2013a); *P. distinctus* A. Benn. (Sun et al., 2000); *P. illinoensis* Morogon, *P. polygonus* Cham et. Schltdl., *P. pusillis* L. (Nunes et al., 2012), *P. natans* L. (Remizowa et al., 2013a).

Необходимо отметить некоторые особенности развития безбрактеевого цветка *P. crispus* (Hegelmaier, 1870), цветка с одним плодолистиком *P. zosteriformis* Fernald (Posluszny, 1981), двухцветкового колоса *Groenlandia densa* (L.) Fourr. (= *P. densus* в работе Posluszny, Sattler, 1973). У данных видов латеральные тычинки закладываются двумя

отдельными примордиями каждая, а медианные тычинки – одним продолговатым примордием каждая. Хотя в работе M.V. Remizowa et al. (2013a) авторы не упоминают заложение латеральных тычинок двумя примордиями при описании развития соцветия *P. crispus*. Единственный плодолистик у *P. zosteriformis* (Posluszny, 1981) закладывается в центре флорального апекса. Положение семязпочки сильно варьирует, она может закладываться абаксиально или адаксиально относительно оси соцветия.

E.L.P. Nunes et al. (2012) обращают внимание на различие в строении плодолистиков у рдестов: на форму и расположение рыльца на плодолистике. Найденные ими различия можно использовать в систематике группы.

Развитие соцветия и цветка изучено у многих, но не у всех видов *Potamogetonaceae*. Описаны различия в заложении латеральных тычинок и по этому принципу выделяют два типа морфогенеза цветка. Нет никаких сведений об описании морфогенеза каких-либо терминальных структур.

Васкулатура соцветия и цветка. Морфогенез проводящей системы был изучен у *G. densa* (Posluszny, Sattler, 1973) и *P. richardsonii* (Posluszny, Sattler, 1974b). В молодой цветок идет единственный прокамбиальный тяж. От этого тяжа акропетально в направлении первого района роста – примордиев листочков околоцветника – дифференцируются четыре прокамбиальных тяжа. На стадии начала интеркалярного роста под основаниями примордиев тычинок и листочков околоцветника от прокамбиальных тяжей листочков околоцветника акропетально дифференцируются прокамбиальные тяжи, идущие к примордиям тычинок (Posluszny, Sattler, 1973, 1974b). У *Groenlandia densa* дифференциация прокамбиальных тяжей, идущих в латеральные тычинки, происходит после стадии интеркалярного роста (Posluszny, Sattler, 1973). На стадии, когда плодолистики становятся асцидиатными, по направлению к примордиям плодолистиков дифференцируются четыре прокамбиальных тяжа. На более поздней стадии становятся заметны тяжи прокамбия, дающие начало вентральным и дорзальным пучкам плодолистиков (Posluszny, Sattler, 1973, 1974b).

В работах N.W. Uhl (1947) и V. Singh (1965) изучена васкулатура дефинитивных цветков у большего числа видов рода *Potamogeton* (*P. indicus* Roxb., *P. crispus*, *S. pectinata* (= *P. pectinatus* в работах N.W. Uhl, 1947, V. Singh, 1965), *P. natans*, *P. epihydrus* Raf., *P. berchtoldii*, *P. praelongus*, *P. robbinsii* Oakes). По данным V. Singh (1965), на поперечном срезе цветоноса, проведенном в его нижней части, видно несколько разбросанных коллатеральных проводящих пучков: пять центральных широкие, а периферические проводящие пучки маленькие. Как свойственно и другим гидрофитам, ксилема в пучках представлена только несколькими трахеидами. В широких пучках развита ксилемная

лакуна. Кортекс представлен аэренхимой. Каждая цветоножка имеет маленькую стелу из ксилемных элементов, окруженных флоэмой (Singh, 1965). У *P. robbinsii* проводящая ткань в оси соцветия представлена кольцом проводящих пучков, из которого один или два пучка отходят для формирования сложного пучка в цветоножке каждого цветка (Uhl, 1947). В нижней части цветка четыре широких пучка уходят от центрального пучка цветоножки и направляются к листочкам околоцветника и тычинкам (Uhl, 1947; Singh, 1965). Непосредственно после их отделения внутри кортекса цветоложа каждый из этих пучков разделяется на 2 пучка: внутренний идет в тычинку, а наружный – в лежащий на том же радиусе листочек околоцветника. Внутри расширенной части листочка околоцветника у части изученных видов пучок через некоторое время разделяется на 5-7 пучков меньшего размера (Singh, 1965), но главный тяж продолжается до верхушки листочка околоцветника (Uhl, 1947). У *P. crispus* и *S. pectinata* пучки листочков околоцветника не разделяются в расширенной части листочка и простираются, не ветвясь, до его верхушки (Singh, 1965). Пучок тычинки очень широкий. В основании связника 8-12 ксилемных элементов, которые разбросаны среди ксилемной и флоэмной паренхимы. В нижней части связника пучок тычинки делится в тангентальной плоскости, образуя две ветви, которые продолжают примерно до 3/4 длины связника, а затем исчезают (Uhl, 1947). По другим данным для тех же видов, проводящий пучок тычинки концентрический, широкий и простирается, не ветвясь, почти через всю длину широкого связника (Singh, 1965).

Оставшаяся после отхождения проводящих пучков в тычинки и листочки околоцветника проводящая ткань цветоложа (у *P. robbinsii* состоящая из 4 пучков согласно N.W. Uhl, 1947) реорганизуется в полый цилиндр, который впоследствии расщепляется на 4 пучка, идущих в гинецей. Каждый из этих четырех пучков разделяется на 2 в основании плодолистика: наружный дорзальный и внутренний вентральный. Дорзальный пучок плодолистика идет до рыльца (Singh, 1965; Uhl, 1947). Вентральный тяж проводящей системы более широкий, простирается примерно на половину длины плодолистика и слегка изгибается внутрь, иннервируя единственную анатропную семязпочку.

В некоторых цветках *P. crispus* наблюдают пятый слабо развитый стерильный плодолистик. В таких цветках оставшаяся проводящая система после ухода пучков в основания листочков околоцветника и тычинок разделяется на 5 вместо 4. Добавочный пучок также делится на дорзальный и вентральный пучки (Singh, 1965).

По васкулатуре соцветий у *Potamogetonaceae* литературных данных практически нет, основной целью изучения предыдущих исследователей была васкулатура цветка, и

некоторые лишь вскользь упоминали число пучков в оси соцветия, не вдаваясь в подробности о том, остается ли это число постоянным, сколько пучков уходит из оси соцветия в цветок и каково дальнейшее взаимное расположение пучков в оси соцветия.

Морфологическая интерпретация репродуктивных структур *Potamogeton* s.l.

Предложено несколько морфологических интерпретаций репродуктивных структур *Potamogeton*, обзор которых дан в работе Е.В. Мавродиева и Д.Д. Соколова (1998). Согласно первой – и наиболее распространенной – интерпретации у *Potamogeton* развиты цветки с 4 листочками околоцветника, 4 тычинками и 4 плодолистиками. Эта интерпретация принята, в частности А.Л. Тахтаджяном (1966, 1987); она используется и в нашей работе. Вторая интерпретация сводится к тому, что мы имеем дело не с листочками околоцветника, а с выростами связника. Таким образом, цветок рдеста без околоцветника, с 4 тычинками и 4 плодолистиками. Согласно третьему взгляду, то, что на первый взгляд кажется цветком рдеста, на самом деле представляет собой компактное соцветие (псевдангий) из редуцированных однополых цветков. Каждая тычинка – это отдельный голый мужской цветок, сидящий в пазухе кроющего листа (=листочка околоцветника согласно первой интерпретации). В рамках третьей интерпретации все 4 плодолистика можно относить к одному женскому цветку, а можно считать каждый из них отдельным женским цветком. Одним из сторонников псевдантовой интерпретации репродуктивных структур рдеста был S. Miki (1937). Он отмечал, что расположение элементарных мужских и женских цветков соответствует расположению цветков в соцветиях Cyclanthaceae. S. Miki считал, что отличия репродуктивных структур *Potamogeton* от таковых у прочих Alismatales трудно объяснить результатом редукции. *Potamogeton*, таким образом, филогенетически не близок с Helobiae (=Alismatidae в понимании А.Л. Тахтаджяна), а связан с Synanthae (=Cyclanthales) и Pandanales. В свете данных молекулярной филогенетики представления S. Miki о родстве рдестов с панданусами и циклантусами не выглядят убедительными.

1.3.2.3 *Ruppia*

Общая морфология и экология. Виды *Ruppia* обитают в водоемах разной степени солености – от слабозасоленных до гипергалинных. Листья руппии узколинейные, иногда нитевидные, сидячие, с открытым влагалищем (Цвелев, 1982). Все листья очередные, но два верхних листа под соцветием сближены друг с другом (Мавродиев, Соколов, 1998). Побег заканчивается верхушечным эбрактеозным двухцветковым открытым колосом. Междоузлие под колосом в начале цветения короткое, но затем заметно удлиняется. Ниже этого междоузлия расположено 2 сближенных узла, несущих листья с развитой пластинкой. В пазухах этих листьев образуются боковые

побеги, которые в целом повторяют строение материнского. Такие же боковые побеги находятся и в пазухах нижележащих, расставленных листьев. Верхушечные колосья зацветают в акропетальном порядке. Эта закономерность нарушается в верхней части материнского побега, а именно боковой побег в пазухе верхнего из двух сближенных листьев «более сильный» и, главное, зацветает гораздо раньше, чем тот, который находится в пазухе нижнего листа. Первое междоузлие на боковых побегах всегда укороченное. Предлист чешуевидный, в его пазухе не закладывается почка. Все остальные листья имеют развитые пластинки (Мавродиев, Соколов, 1998). Каждое соцветие состоит из 2 сближенных обоеполюх цветков, не имеющих прицветников и околоцветника, если не считать двух очень маленьких чешуевидных выростов, лишенных проводящих тканей, расположенных близ верхушки связника в абаксиальном положении и часто рассматриваемых как рудименты околоцветника (Цвелев, 1982; Мавродиев, Соколов, 1998). Тычинки две, в медианном положении, каждая с очень короткой нитью и широким связником. Плодолистиков обычно 4, и в этом случае две из них противолежат тычинкам, а не чередуются с ними, как у *Potamogeton*. В целом число плодолистиков варьирует от 3 до 8 (Мавродиев, Соколов, 1998). У руппии хорошо выражена протандрия, препятствующая самоопылению, и цветки каждого соцветия проходят две фазы развития: сначала мужскую, потом женскую. Во время женской фазы цветения быстро начинают удлиняться основания плодолистиков. В результате этого плодолистики каждого цветка оказываются расположенными на длинных и тонких ножках, выходящих из одной точки и производящих впечатление зонтиковидного соцветия (Цвелев, 1982).

Развитие соцветия и цветка. Примордий соцветия *R. maritima* появляется сначала в качестве лишнего характерных черт выступа, но вскоре примордии цветков становятся заметны в виде широких, расположенных сбоку, уплощенных долей, нижележащий зачаток цветка немного более развит, чем вышележащий (Kaul, 1993). В каждом зачатке цветка сначала в виде двулопастного примордия закладывается нижняя тычинка, немного позже – верхняя (Posluszny, Sattler, 1974a; Kaul, 1993). Широкий связник пыльника и сидячие теки охватывают ось соцветия, создавая ложное впечатление четырехтычиночного цветка (Kaul, 1993).

Пока пыльники еще незрелые, практически одновременно (иногда один немного опережает другой) появляются два плодолистика в трансверзальном положении. Вскоре после них в медианной плоскости возникает вторая пара, эти плодолистики противолежат тычинкам, вышерасположенный плодолистик немного опережает в развитии нижерасположенный. Первая пара плодолистиков удерживает лидирующую позицию в отношении размеров очень короткое время, вторая пара быстро их догоняет. Иногда

четвертый плодолистик, расположенный медианно-абаксиально, недоразвивается (абортный плодолистик). В других случаях четвертый плодолистик не закладывается вовсе, и цветок имеет только три плодолистика, но место для четвертого плодолистика остается, и органотаксис в цветке такой же, как и в случае 4 плодолистиков (Kaul, 1993).

В цветке с 8 плодолистиками у *R. occidentalis* сначала попарно возникают четыре плодолистика, как это было описано выше для цветка с 4 плодолистиками. Затем, чередуясь с первыми четырьмя примордиями плодолистиков, возникают еще 4 примордия, причем не обязательно синхронно. Их заложение идет в косо-вертикальном направлении. Два вышележащих плодолистика часто опережают в развитии два нижележащих плодолистика. Изредка развивается девятый плодолистик. Он формируется около центра гинецея и может быть фертильным или стерильным (Kaul, 1993).

В процессе развития плодолистика стенка завязи каждого плодолистика постепенно окружает единственную семязпочку. На этой стадии развития каждый плодолистик развивает абаксиальный вырост. Рыльце возникает в виде кольцевого зачатка. Отросток плодолистика и рыльце каждого плодолистика становятся более выпуклыми в связи с увеличением размеров плодолистика на более поздних стадиях развития. В каждом отростке плодолистика закладывается несколько устьичных комплексов, а ткани самого отростка имеют хорошо выраженную сеть межклетников (Lacroix, Kemp, 1997). По другим данным, отросток плодолистика имеет только одно широкое устье с лопастным краем и с заметной подустыичной полостью (Posluszny, Sattler, 1974a; Kaul, 1993). Из устья на спинном выросте плодолистика выделяются пузырьки газа, которые, возможно, помогают поддерживать плавучесть соцветия в толще воды и служат для улавливания пыльцы (Kaul, 1993).

Абаксиальный придаток (чешуйка) на тычиночной нити появляется на поздней стадии развития цветка, сначала на верхней, потом на нижней тычинке (Posluszny, Sattler, 1974a). Сначала он имеет почти радиальное строение, затем уплощается в дорзовентральном направлении. Проводящие ткани в чешуйке отсутствуют (Posluszny, Sattler, 1974a). Природу абаксиальных чешуек у *Ruppia* трудно трактовать однозначно. В пользу того, что они гомологичны листочкам околоцветника *Potamogeton*, говорит их положение, против этого – характер развития (а именно, позднее заложение) и отсутствие проводящих тканей. Функции чешуйки остаются неясными. Принимая ее происхождение из листочка околоцветника, чешуйку следует считать структурой, подвергшейся сильной редукции, а в этом случае не кажется невозможным и изменение времени заложения чешуйки (Мавродиев, Соколов, 1998). Потерю проводящих тканей тогда можно объяснить

маленькими размерами чешуйки, ее короткой жизнью и водным образом жизни растения (Kaul, 1993).

Васкулатура соцветия и цветка. Вскоре после заложения примордия тычинки у *R. maritima* начинается развитие прокамбия в оси соцветия в виде одного тяжа. Как только этот пучок подходит к основанию верхнего цветка, от него отходят два тяжа, идущих к тычинкам. Пучок, идущий к верхнему примордию тычинки, – почти прямое продолжение пучка, входящего в цветок. В случае нижнего цветка прокамбиальный тяж развивается по направлению к верхнему и нижнему примордиям тычинок от пучка цветка. В зрелых тычинках эти тяжи раздваиваются в верхней части связника, таким образом, снабжая две теки тычинок. На стадии, когда примордий плодолистика становится пельтатным, один прокамбиальный тяж начинает дифференциацию по направлению к каждому из плодолистиков от места отхождения тяжей тычинок. Развивающийся примордий семязачатка получает прокамбиальный тяж от центрального пучка цветка в дорзальной части плодолистика. Дифференциация прокамбия не была зарегистрирована в выросте связника и выросте плодолистика (Posluszny, Sattler, 1974a).

В оси соцветия *R. maritima* стела представлена centrally расположенным цилиндром, который ограничен явно выраженной эндодермой, ксилема представлена лизигенной лакунной, окруженной флоэмой, причем в кортексе встречается большое количество лакун (Singh, 1965). Единственный пучок для каждого цветка возникает из проводящего цилиндра (пучка) соцветия (Uhl, 1947; Singh, 1965). Пучок в каждый из двух сидящих пыльников выходит непосредственно из стелы цветка (Uhl, 1947; Singh, 1965). О поведении пучка в тычинке есть различные данные: N.W. Uhl (1947) утверждает, что пучок, войдя в связник, разветвляется, иннервируя теки, или, немного расширившись, исчезает в области между теками, однако V. Singh (1965) пишет об обратном: проводящий пучок тычинки концентрический и простирается, не ветвясь, в связнике.

Проводящая ткань, оставшаяся после отделения пучков в тычинки, идет в гинецей. Она скоро разделяется на число тяжей, соответствующее числу плодолистиков. Сначала пучки отходят в два плодолистика, которые чередуются с тычинками, потом на чуть более высоком уровне отходят пучки в оставшиеся плодолистки. Чуть ниже уровня, где появляется плодолистик, проводящий пучок снова ветвится. Наружный пучок становится дорзальным пучком плодолистика, другой, который инвертируется и полностью идет на обеспечение единственной семязачатка – вентральным пучком. Дорзальный пучок идет только до половины пути на спинной стороне плодолистика (Uhl, 1947; Singh, 1965). Одиночные наполненные танином клетки разбросаны в околоцветнике и стенке завязи (Singh, 1965).

Васкулатура оси соцветия *R. cirrhosa* в целом сходна с таковой у *R. maritima*, однако есть небольшие отличия. Проводящий пучок, входящий в тычинку, сильно ветвиться в связнике, некоторые из этих пучков подходят к основанию чешуйки, но не входят в нее (Gamerro, 1968).

N.W. Uhl (1947) считает, что «цветок» руппии – это собрание мужских и женских цветков (псевдантний), в то время как другие авторы (Singh, 1965; Posluszny, Sattler, 1974a; Kaul, 1993; Тахтаджян, 1987) говорят об обратном, утверждая, что цветок руппии – настоящий цветок (эвантий), а не псевдантий. B.R. Kaul (1993) отмечает, что независимость процессов морфогенеза гинецея и андроцея – черта, характерная для настоящего цветка, а не псевдантия. Вопрос о псевдантовой либо эвантовой интерпретации цветка однодольных в целом и отдельных их представителей выходит за рамки нашей работы. Вслед за большинством авторов (Endress, 1995; Remizowa et al., 2010a), мы принимаем эвантовую интерпретацию латеральных цветков у изученных нами объектов.

Систематика видов рода *Ruppia*. С 1787 года было описано около 86 видов и разновидностей *Ruppia*. Ревизией этого рода занялся Van der Zee (1985, цит. по Yu, den Hartog, 2014), который принял всего 9 видов: *R. cirrhosa*, *R. maritima*, *R. drepanensis* Tineo, *R. filifolia* (Phil.) Skottsb., *R. longifolia*, *R. megacarpa* R. Mason, *R. occidentalis* S.Watson, *R. truncatifolia* Miki, *R. tuberosa* J.S.Davis et Toml. Однако проблема выделения описанных видов внутри рода до сих пор остается очень острой. Остановимся вкратце на аспектах выделения интересующих нас видов *R. maritima* и *R. cirrhosa*. Это два самых широко распространены вида (Mannino et al., 2015), хотя возможно это утверждение как раз связано с неправильными определениями этих видов (Yu, den Hartog, 2014). Во Flora Europaea (Dandy, 1980) и в Analytical Flora of Palestine (Eig, 1948) выделяют только 2 вида (*R. maritima* и *R. cirrhosa*) на территории Европы и Палестины, соответственно. По мнению Н.Н. Цвелева (1979), в Восточной Европе встречается четыре вида: *R. cirrhosa* (Petagna) Grande, *R. maritima* L., *R. brachypus* J. Gay, *R. drepanensis* Tineo. Последние три вида соответствуют виду *R. maritima*, выделяемому во Flora Europaea. Недавние молекулярно-филогенетические исследования (Ito et al., 2010) ставят под сомнение традиционные представления о видах *Ruppia*. Вид *R. cirrhosa* является тетраплоидом (Gamerro, 1968; Haynes, 2000; Ito et al., 2010). На дереве, построенном методом максимальной экономии на основании секвенирования участков пластидной ДНК (*matK*, *rbcL*, *rpoB*, и *rpoC1*), *R. cirrhosa* образует кладу с некоторыми экземплярами *R. maritima*, собранными в Европе и Азии, которые также являются тетраплоидами (Ito et al., 2010). Авторы предлагают называть эту кладу «Тетраплоиды». Среди материала по *R. maritima*

s.l. встречаются и диплоиды, и тетраплоиды, и полиплоиды, которые входят в состав нескольких клад. На основании другого дерева, построенного методом максимальной экономии, но исходя из данных по ядерному маркеру (*PHYB*), клада «Тетраплоидов» и вид *R. cirrhosa* распадается и входит в состав двух других клад. Это объясняется наличием гетерогенности двух последовательностей *PHYB* и указывает, что в состав «Тетраплоидов» входят аллотетраплоиды (Ito et al., 2010). Дальнейшие исследования выявили, что внутри полиморфного комплекса «Тетраплоидов» *R. cirrhosa* попадает вид *R. drepanensis* и некоторые гибриды (Ito et al., 2013). Авторы на основе многочисленных молекулярных исследований предлагают возможный эволюционный сценарий гибридизации видов, который мог привести к наличию столь полиморфных групп. В Китае недавно были описаны 3 новых вида *Ruppia* (Yu, den Hartog, 2014), которые отличаются от уже описанных видов, но сходны своим описанием с некоторыми вышеописанными комплексами, выделенными по молекулярным данным. Таким образом, ситуация с видами *Ruppia* далека от окончательного решения.

Раздел 1.4. Представления различных авторов о феномене и объеме понятия «фасциация»

Явление фасциации впервые описал J. Gerard (1597), хотя сам термин «фасциация» он еще не употреблял. J. Gerard (1597) говорит о периодическом наличии на верхушке побега *Fritillaria* не одного, а нескольких цветков, и периодическом наличии двух цветков вместо одного на цветоносе у *Tulipa*, причем приведенные им иллюстрации таких случаев сходны с более поздними описаниями сходных случаев, которые интерпретируются авторами как фасциации (Masters, 1869; Worsdell, 1905; White, 1948; Чуб, Синюшин, 2012). С тех пор это явление было описано разными авторами (в частности – такими известными учеными, как A. de Jussieu, C. Linnaeus, A.P. De Candolle, K. Goebel) у разных видов растений для разных типов органов: наземных и подземных стеблей, осей соцветий, корней, листьев, плодов и т.д. Чаще всего фасциации встречаются на стебле, и тогда большинство авторов понимают под фасциацией расширение или уплощение верхушки стебля, который в основании имеет нормальную цилиндрическую форму (например, Moquin-Tandon, 1841; Masters, 1869; Hus, 1908; White, 1948).

Были выдвинуты две теории относительно морфологической природы фасциаций.

(1) С. Linnaeus (1751) считал, что фасциации – результат срастания боковых ветвей с главным побегом в результате слишком сильного сжатия в ходе развития. Похожую точку зрения высказывал еще в 1665 г. J.D. Major (цит. по Masters, 1869).

(2) А. Moquin-Tandon (1841) пришел к выводу, что фасциации – результат уплощения и расширения единственного растения (т.е. одного побега), опираясь на

отсутствие каких-либо данных о наличии двух отдельных частей, сросшихся впоследствии, и на факты о нормальном боковом ветвлении таких стеблей. А. Моquin-Tandon (1841) критически подходит к тезису о том, что несколько отдельных ветвей (две или три еще предположить можно, но четыре и более – нет) могут в естественных условиях в процессе развития растения оказаться так тесно сжатыми, чтобы между ними началось срастание. Более того, по мнению А. Моquin-Tandon (1841), при срастании ветвей мы должны наблюдать объединение нескольких (по числу сросшихся частей) спиралей филлотаксиса в единую, однако это не наблюдается, и фасциированному стеблю присуща одна спираль. У фасциированного стебля есть только одна сжатая сердцевина. А. Моquin-Tandon (1841) утверждает, что на срезе фасциированного стебля немного ниже точки ветвления на несколько частей, которая располагается сильно выше начала фасциации, будут видны несколько сердцевин. Именно эту картину, по мнению А. Моquin-Tandon (1841), и увидел С. Linnaeus, приняв ее за закономерность (хотя в самой работе С. Linnaeus (1751) никаких данных о срезах не приводится). Поэтому С. Linnaeus, как считает этот автор, сделал слишком обобщенные выводы о том, что фасциации являются лишь срастанием главного и бокового побега. Данные, полученные А. Моquin-Tandon (1841), не подтверждают эти выводы. Кроме того, А. Моquin-Tandon (1841) акцентирует внимание на выделении двух совершенно разных процессов: срастание нескольких осей и фасциация единственной оси. Вслед за А. Моquin-Tandon (1841), большинство последующих авторов также не поддерживало представления о фасциации как результате срастания. В частности, следует отметить мнение О.Е. White (1948) о фасциации как результате разрастания единственной точки роста. Этот автор потратил 30 лет на изучение различных фасциаций.

Одним из немногочисленных авторов, поддерживающих точку зрения С. Linnaeus, был М.Т. Masters (1869). В пользу теории С. Linnaeus автор приводит наблюдения о разной скорости роста с разных сторон фасциированного стебля, о чем свидетельствует искривление ствола, например, у *Fraxinus*, что косвенно говорит о наличии нескольких ветвей. М.Т. Masters (1869) считает, что пример с сохранением единой спирали у *Bupleurum falcatum* L., приведенный А. Моquin-Tandon, должен объясняться иначе, а именно в верхней части стебля происходит изменение спирального листорасположения на мутовчатое, в состав каждой мутовки может входить от 5 до 8 сегментов. Одним из свидетельств своей гипотезы А. Моquin-Tandon представляет фасциацию стебля у *Androseca maxima* L., который не ветвится, а значит фасциации не могут быть следствием тесного расположения ветвей разного порядка. Однако М.Т. Masters (1869) противопоставляет данному примеру, свои примеры срастания цветоносов одуванчика,

где на верхушке находятся несколько корзинок. А. Moquin-Tandon утверждает, что в некоторых случаях фасциации не происходит увеличение числа стеблей, однако все же чаще, по мнению М.Т. Masters (1869), фасциации сопряжены с увеличением числа стеблей или листьев и почек на них. Наличие единой сердцевины и эллиптической формы среза – основные анатомические аргументы в пользу теории А. Moquin-Tandon, М.Т. Masters (1869) также считает спорными, так как этот аспект зависит от силы срастания, и от общей внутренней структуры. Например, при сильном срастании двух цветков друг с другом срез на уровне цветоложа тоже будет иметь в сечении овальную форму и будет сходен по строению с фасциациями травянистых стеблей. Таким образом, объединение сердцевин лишь описывает сильное срастание ветвей при фасциации. Таким образом, М.Т. Masters (1869) считает, что фасциации стебля происходят вследствие срастания главного и боковых побегов, большое число боковых побегов образуются из-за изменений состава почвы, температуры или ранений главного стебля. Никто из вышеприведенных авторов не обсуждает случаи срастания только боковых побегов на верхушке главного, который прекращает свое развитие, которые зачастую морфологически неотличимы от описываемых случаев.

W.S. Worsdell (1905) выдвигает свою гипотезу, занимающую промежуточное положение между двумя вышеупомянутыми точками зрения. Для понимания этой концепции необходимо более подробно остановиться на выделяемых и понимаемых им процессах в развитии растений. W.S. Worsdell (1905) выделяет два процесса: (1) срастание двух изначально отдельных органов и (2) ветвление органа, который изначально был в единственном числе. В первый процесс он включает постгенитальное (реальное механическое) и конгенитальное (идеальное) срастание. Процессы ветвления (точнее, разделения) органов также подразделяются на конгенитальные и постгенитальные. Примером конгенитального увеличения частей или органов является, по мнению W.S. Worsdell (1905), изредка встречающийся тетрамерный (вместо типичного тримерного) околоцветник у тюльпанов. Редукцию частей в цветках автор считает прогрессивным признаком, в то время как увеличение частей путем конгенитального расщепления – реверсивным явлением. Постгенитальное расщепление включает случаи, когда единый целостный орган разделяется только в самой верхней молодой части (хотя, на наш взгляд, по аналогии с современными представлениями о постгенитальном срастании постгенитальным расщеплением логичнее было бы считать только физические разрывы органов в ходе морфогенеза). Среди примеров приводятся ось соцветия у *Plantago lanceolata* L., несущая на верхушке два одинаковых колоса и имеющая толщину в два раза больше, чем у нормальной оси, появление четырёх цветков на верхушке соцветия

у *Campanula medium* L., которые могут быть либо все сросшиеся в единую структуру с 20 плодолистиками, либо два из них срослись в единую структуру, а два других лишь приросли цветоножками, в разной степени раздвоенные листья у *Lonicera periclymenum* L. Именно такие случаи «постгенитального расщепления» W.S. Worsdell (1905) определяет как явление фасциации. Чаще всего эти явления характерны для аксиальных органов. Например, фасциированный стебель имеет ремешкообразную, уплощенную форму, он может сохранить способность к образованию нормальных боковых ветвей или быть полностью лишен их. Такой стебель на верхушке разделяется на две или большее число равноправных частей, которые, тем не менее, могут быть разной длины. У *Celosia argentea* var. *cristata* L. Kuntze он описывает наиболее интересную фасциацию, которая передается по наследству: ось соцветия на верхушке сильно уплощена и волнисто изогнута, на ее верхушке в плотной массе собраны цветки. При этом W.S. Worsdell (1905) считает, что явление фасциации встречается в норме при образовании полимерного андроеца в таких порядках, как Nymphaeaceae, Tiliaceae и Malvaceae, так как группы тычинок закладываются немногочисленными примордиями, и лишь затем начинают ветвиться. Причиной фасциации являются два противоположных процесса, действующих в разные периоды развития растения, сначала конгенитальное срастание, которое приводит к образованию единой части в основании органа, а затем постгенитальное расщепление, которое приводит к раздвоению верхушки. По мнению, W.S. Worsdell (1905) органы, образующиеся в результате фасциации, – это полностью равноценные органы, которые на ранних стадиях не проявляются. W.S. Worsdell цитирует и полностью соглашается с мнением А.Н. Church, который описывает, что при фасциации происходит разделение единой точки роста побега на две или более равноправных точек роста (цит. по Worsdell, 1905). В случае ветвления на две части речь идет о дихотомии в чистом виде, при образовании нескольких частей – о плейотомии. Случаи дихотомии и плейотомии, по мнению автора, являются реверсиями к предковому состоянию, так как такое ветвление характерно для плаунов и водорослей. W.S. Worsdell считает, что иногда к фасциациям могут приводить изменения внешних условий, например чрезмерное внесение удобрений может приводить к нарушениям баланса роста растения.

К. Goebel (1900) обнаружил наследуемость фасциаций у некоторых растений. Например, в первый год все выращенные из семян *Taraxacum officinale* (L.) Weber ex F.H.Wigg. с двумя фасциированными корзинками растения были нормальными, однако на второй год на тех же растениях появилось 10 фасциированных соцветий. В следующих поколениях фасциированные соцветия составили около 30%. У *Crepis biennis* Lapeyr. при выращивании семян от растений с фасциациями во втором поколении было 3%

фасциированных растений, в третьем – 40%, в четвертом – 30%, в пятом – 24% (Goebel, 1900).

Н. Hus (1908) выделяет два типа фасциации: первая получается вследствие срастания нескольких осей, вторая представляет собой уплощенный стебель, который состоит из одной ветви с единым кольцом проводящих пучков. Причинами таких фасциаций он считает травматизм в результате деятельности человека, животных, насекомых или грибов, изменение химического состава почвы. Он отмечает, что фасциации часто возникают у растений, проростки которых имели большее число семядолей.

А.А. Кнох (1909) считает, что причина фасциаций – раны от насекомых, которые могут повлиять на появление фасциаций в период активного роста растения, но не после.

О.Е. White (1948) на основе своих тридцатилетних исследований делает вывод, что у деревьев и кустарников наиболее часто фасциируют боковые ветви и «ивановы» побеги, в то время как у травянистых растений и лиан – главный стебель. Сходные наблюдения описывал и М.Т. Masters (1869). А. Moquin-Tandon (1841) отмечает, что у травянистых растений фасциации образуются чаще, чем у древесных и у двудольных чаще, чем у однодольных. О.Е. White (1948) по морфологии стебля делит фасциации на следующие типы: линейная (верхушка стебля уплощена или в виде ленты), раздвоенная (разделение линейного типа на две уплощенные ветви), многолучевая (разделение на три или более уплощенных ветвей) и кольцевая (крайне редкая, главная ось образует воронкообразную структуру с внутренними полостями, открывающимися наружу). Разделение этих типов только морфологическое, поэтому разные типы фасциаций могут встречаться у одних и тех же видов растений. У соцветий фасциации могут быть представлены как увеличением числа осей соцветий или сильным уплощением оси соцветия с образованием веерообразной формы, как у уже описанной *Celosia argentea* var. *cristata*, так и небольшим изменением в составе соцветия, когда на верхушке соцветия наблюдается «срастание» двух или нескольких в равной степени терминальных цветоножек (White, 1948). С физиологической точки зрения фасциации можно разделить на два типа: наследуемые и ненаследуемые, однако они могут встречаться у растений в одном и том же местообитании у одного и того же вида в одно и то же время. Н. De Vries показал (цит. по White, 1948), что можно увеличить процент растений с фасциацией путем искусственного отбора, однако одновременно с этим возрастут особые требования к условиям произрастания. Доля фасциированных растений в природных популяциях обычно не превышает 40%, доли более 40% встречаются крайне редко. В потомстве одного и того же растения могут быть как растения с фасциацией, так и без нее. Сам

О.Е. White (1948) выделяет 5 типов фасциаций: (1) наследуемые, хорошо изученные, выделенные в чистые линии, которые могут стать базой для генетического изучения, (2) ненаследуемые, возникающие в результате изменений внешних условий, (3) ненаследуемые, возникающие спонтанным путем по неизвестным причинам, которые, однако, могут передаваться при вегетативном размножении, (4) искусственно индуцированные фасциации, (5) неизученные экспериментально, поэтому неизвестно наследуемые или нет. Таким образом, по мнению О.Е. White (1948), под фасциацией понимают случаи уплощения и образования ремешкообразного стебля. Для фасциаций характерны две важные черты: неконтролируемое увеличение ширины и объема тканей и относительная потеря контроля над процессом роста, что приводит к неправильному и непредсказуемому увеличению тканей. По данным О.Е. White (1948), фасциации известны у многих сосудистых растений, чаще всего они встречаются у ксерофитов.

Позже был выделен еще один морфологический тип фасциаций – радиальный, при этом типе идет симметричное увеличение ткани стебля без уплощения (Jonsson, Gorenflot, 1970). Такие фасциации встречаются наравне с линейной у одних и тех же видов растений (Jonsson, Gorenflot, 1970; Чуб, Синюшин, 2012). G. Jonsson, R. Gorenflot (1970) обращают внимание на важность разделения фасциаций, которые остаются вегетативными, и тех, которые переходят к цветению.

G. Jonsson (1969) вводит термин “дефасциация”. Согласно ее трактовке – это процесс, ведущий к преобразованию фасциированной гребневидной уплощенной верхушки стебля к нормальному состоянию (Jonsson, 1969). Явление дефасциации, по мнению G. Jonsson (1969), было описано и в более ранних работах (без употребления термина): F. Buchenau в 1893 описал данный феномен у *Asparagus*, C.G. Georgescu в 1927 – у *Cichorium endivia*, R. Küster в 1952 связал процесс дефасциации с функционированием вегетативных апексов, хотя в целом этот феномен встречается намного реже самой фасциации (цит. по Jonsson, 1969). Сама G. Jonsson (1969) исследовала дефасциацию у *Stapelia*, у которой процессы фасциации и дефасциации могли чередоваться. Дефасциация может происходить (1) путем развития новых нормальных побегов из вегетативных почек на гребневидной уплощенной верхушке стебля или (2) после отцветания фасциированной верхушки за счет нескольких вегетативных почек, расположенных на одном уровне в основании фасциации (Jonsson, Gorenflot, 1970). Как и процесс фасциации, дефасциацию G. Jonsson, R. Gorenflot (1970) подразделяют на (1) вегетативную и (2) генеративную соответственно. Согласно приведенной трактовке G. Jonsson, R. Gorenflot (1970), на наш взгляд, сложно дать четкие критерии для разграничения случаев билатеральной или многолучевой фасциации, в результате которой образуются две и более нормальных

равноправных ветви, от случаев вегетативной дефасциации. В частности, наравне с употреблением термина с исходным значением в ранних статьях (Boke, Ross, 1978) в некоторых современных работах уже начали смешивать эти два процесса и употреблять термин «дефасциация» в ином значении, обозначая им билатеральную или многолучевую фасциацию (например, Чуб, Синюшин, 2012).

На сегодняшний день фасциации активно исследуются генетиками у разнообразных объектов. Изучение генетического контроля активности апикальной меристемы у *Arabidopsis* выявило большое число генов, мутации в которых могут приводить к фасциации побега: например, *WUS*, группа генов *CLV*, гены семейства *FASCIATA*; *MGOUN1*, *MGOUN2* и др. (Leyser, Furner, 1992; Laufs et al., 1998; Kaya et al., 2001; и др.).

В данной работе мы используем термин «фасциация», следуя взглядам W.S. Worsdell с одним небольшим дополнением, относя к фасциациям также случаи конгенитального расщепления. Таким образом, под фасциацией мы понимаем аномальное разрастание и расщепление верхушки органа (например, побега, цветка), которое может быть выражено в разной степени. Собранные вместе, фасциации разной степени выраженности образуют морфологический ряд от слабо полимерных структур (как например, тетрамерный цветок тюльпана), через сильно полимерные структуры до полного расщепления верхушки (в нашем случае соцветий) на несколько равноправных частей (то есть плеiotомическое ветвление).

Глава 2. Материалы и методы

Изучены 14 видов немодельных базальных однодольных растений из природных популяций и 5 мутантов по гену *TFL1*, мутант *tfl2-1* и дикий тип у модельного объекта генетики *A. thaliana*. Этикетки с содержанием места сбора, времени сбора и коллекторов всех исследованных видов однодольных (табл. 2 Таблица 2, табл. 3) и этикетки с местами хранения семян *A. thaliana* (табл. 4) приведены в приложении.

Особенности сбора материала немодельных объектов. Материал по однодольным из порядка Alismatales был собран в 70% спирт или в фиксатор ФАА из природных популяций.

Особенности выращивания и сбора материала *A. thaliana*. Семена *A. thaliana* дикого типа и мутантов *tfl1* и *tfl2* стерилизовали 70% спиртом и высаживали в чашки Петри на питательную среду Квитко для асептического выращивания (Квитко, 1960). Семена яровизировали в течение 7 дней в холодильнике при температуре 4°C, а затем помещали в условия, при которых происходило прорастание и дальнейшее выращивание растений, фотопериод: 16 ч день/8 ч ночь (далее =длинный день), интенсивность освещения 5000 люкс, температура 20-25°C, влажность 50%. Мутанты *tfl2-1* также выращивались при фотопериоде 8 ч день/16 ч ночь (далее =короткий день). Для изучения морфогенеза соцветия и формирования терминальной структуры сбор растений и их фиксация в 70% спирте или фиксаторе ФАА начинали через 4 дня после помещения в основные условия выращивания и продолжали с интервалами 1-2 дня в течение 18-20 дней с момента первого сбора.

Для диаграммирования целого растения и изучения паракладиев растения *A. thaliana* были пикированы в ящики с землей. Затем растения на стадии открывающихся бутонов или открытых цветков на главной оси и паракладиях из розетки были собраны и задиаграммированы полностью, после чего зафиксированы в 70% спирте. Из этого материала изготовлены серийные препараты микротомных срезов верхушек соцветий самых интересных экземпляров.

Эксперименты по выращиванию растений дикого типа и мутантов *A. thaliana tfl1-2*, *tfl1-11*, *tfl1-12*, *tfl1-13*, *tfl1-14* и *tfl2-1* проводили в 2011-2013 гг. на базе кафедры генетики Биологического факультета МГУ.

Определение видов немодельных растений. Виды *Groenlandia*, *Potamogeton*, *Stuckenia*, *Triglochin* были определены с помощью определителя П.Ф. Маевского (2006), по «Флоре европейской части СССР», Т. 4 (Мяэметс, 1979; Цвелев, 1979) и по «Определителю сосудистых растений северо-западной части России (Ленинградская,

Псковская и Новгородская область)» (Цвелев, 2000) с номенклатурными уточнениями, касающимися признания самостоятельности рода *Stuckenia*.

Для определения материала по *Ruppia* были использованы описания во «Flora Europaea» (Dandy, 1980) и в работе Gametto (1968). В связи с проблемой систематики этих видов, описанной выше, приведем особенности, на которые мы обращали внимание и руководствовались при определении. *Ruppia maritima* и *R. cirrhosa* отличаются друг от друга размерными характеристиками. Для *R. cirrhosa* характерна спирально закрученная ножка соцветия, ее длина до пыльников составляет 10 см, в то время как у *R. maritima* ножка соцветия не бывает спирально закрученной и ее длина обычно меньше 5 см (Gametto, 1968). Теки тычинок *R. cirrhosa* почковидные, размером около 1,7 мм в длину, а у *R. maritima* более или менее эллиптические, размером 0,6-0,7 мм (Gametto, 1968; Dandy, 1980).

Изучение филлотаксиса. Для изучения филлотаксиса в соцветиях *Potamogeton* были сделаны серийные срезы соцветий от руки, положение каждого цветка на оси диаграммировали. Полученные данные были визуализированы в виде диаграмм соцветий в программе Microsoft Office Excel 2007, в результате чего были построены общие диаграммы соцветий.

Исследование морфологии. Морфологическую изменчивость верхушек соцветий выбранных объектов изучали с помощью стереомикроскопов МБР-1 (Россия), Микромед MC-2-ZOOM (Микромед, Китай), Olympus SZX-7 (Olympus, Япония) и Stemi 2000-C Carl Zeiss (Zeiss, Германия); результаты оформляли путем зарисовки диаграмм и внешнего вида целых соцветий, а также фотографировали камерой AxioCam MRc, DCM 800 и фотоаппаратами Olympus SP56OUZ.

Сканирующая электронная микроскопия. Морфогенез соцветий и формирование терминального цветка изучены при помощи сканирующего электронного микроскопа (далее СЭМ) CamScan-S2 (Cambridge Instruments, Великобритания), JSM 6380-LA (JEOL, Япония) в Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ имени М.В.Ломоносова (далее МГУ), а также с использованием электронного микроскопа Hitachi cold-field emission S-4700-II в лаборатории Jodrell в Royal Botanic Gardens, Kew (далее Kew).

Для изучения с помощью СЭМ в МГУ материал был проведен через две смены 96% спирта (по 30 минут каждая) в абсолютный ацетон (3 смены по 30 минут каждая) и высушен при критической точке с помощью аппарата Hitachi HCP-2 CPD (Япония). Материал монтировали на столики для электронной микроскопии с помощью

двусторонних дисков с клейкой поверхностью и напыляли смесью платины и палладия или золота с помощью установки Eiko IB-3 (Япония).

Для изучения с помощью СЭМ в Kew материал был проведен через две смены 96% спирта (по 30 минут каждая) в абсолютный спирт (3 смены по 30 минут каждая) и высушен в критической точке с помощью аппарата Autosamdri-815P (Tousimis Reseach, США). Материал был смонтирован на столики для электронной микроскопии с помощью двусторонних дисков с клейкой поверхностью и напылен платиной с помощью установки Emitech K550 (Hailsham, Великобритания).

Анатомические исследования. Для анатомических исследований верхушки соцветий выбранных объектов были заключены в парафин путем проводки через абсолютный спирт и хлороформ по стандартной методике (Справочник..., 2004), после чего также по стандартной методике (Справочник..., 2004) с помощью ротационного микротомы МПС-2 (ТОЧМЕДПРИБОР, Украина) изготовлены серийные срезы соцветий толщиной 15 мкм. Окраска срезов проведена пикроиндигокармином и карболовым фуксином (Аксенов, 1967) или алциановым синим с сафранином (табл. 1) вручную или с помощью аппарата для покраски срезов Varistain Gemini ES (Thermo Scientific, Германия). Окрашенные срезы заключены в канадский бальзам или среду Biomount.

Таблица 1. Краткий протокол покраски алциановым синим с сафранином.

	Время, мин
Алциановый синий	30 мин.
Вода водопроводная	2 мин.
Вода дистиллированная	5 мин.
Сафранин	10 мин.
Вода водопроводная	ополоснуть
Спирт 50°	1-5 мин.
Спирт 96° III	3 мин.
Спирт 96° IV	3 мин.
Спирт 100°	3-10 мин.

Световая микроскопия. Полученные постоянные препараты верхушек соцветий были изучены с помощью микроскопов Микромед-2 (Shenzhen, Китай), Микромед-3 (Shenzhen, Китай), Axioplan 2 imaging MOT Carl Zeiss (Zeiss, Германия), Olympus CX31 (Япония). Некоторые серии срезов были сфотографированы камерами AxioCam-MR (Zeiss, Германия), Infinity 2 (Япония) с помощью программ на AxioVisionDemo, Infinity Capture – Infinity-2 -3C.

Статистическая обработка данных. При составлении таблиц для статистического анализа с числом тех или иных органов в цветках у *A. thaliana* «гибридные» органы записывались не целым числом, а приписывались дробью 1/(число типов органов) к каждому типу органов, входящих в состав. Например, «гибридный» орган между

лепестком и тычинкой записывался как 0,5 к числу лепестков и 0,5 к числу тычинок. Тройные «гибридные» органы приписывались как 0,3 соответственно к трем типам образующих их органов. Все листья на паракладиях записывались как стеблевые, так как не всегда можно было отличить на ранних стадиях листья, приближенные к самому основанию, от располагающихся на удлиненной части.

Морфологически данные получены на основе изучения 10 растений дикого типа экотип *Columbia* (10 главных осей, 19 паракладиев в пазухе стеблевых листьев и сидящих на них 43 паракладиев 2 порядка, 19 паракладиев в пазухах розеточных листьев и сидящих на них 60 паракладиев 2 порядка). У мутантов были исследованы главные оси у 21 растения *tfl2-1*, 20 растений *tfl1-2*, 10 растений *tfl1-11*, 10 растений *tfl1-12*, 10 растений *tfl1-13*, 10 растений *tfl1-14*; паракладии из розетки - у 5 растений *tfl1-14* (13 паракладиев из розетки), 5 растений *tfl1-13* (10 паракладиев из розетки и 11 сидящих на них паракладиев 2 порядка), 5 растений *tfl1-11* (7 паракладиев из розетки). Перед проведением статистического анализа мы также исследовали наши выборки, построив гистограммы распределения, на наличие «выбросов» (единичных отдельно стоящих от общего распределения случаев). Эти данные мы исключали из анализа, так как такие «выбросы» вносят большие искажения при анализе.

Далее мы опишем те случаи, которые были исключены из общей выборки.

У мутантов *tfl2-1* были исключены из анализа следующие цветки главной оси: ЛЦ2 с формулой цветка $K_{0,5}C_0A_2G_{2,5}$ (4,8%); ЛЦ1 с формулами $K_0C_0A_0G_2$, $K_3C_0A_2G_{0,5}$ (9,5%); ТЦ - $K_3C_{2,5}A_{9,5}G_3$, $K_{2,5}C_0A_4G_{4,5}$ (9,5%). У мутантов *tfl1-2* были исключены из анализа следующие цветки главной оси: ЛЦ3 - $K_5C_8A_{6,5}G_2$ (5%), ЛЦ2 - $K_1C_{4,5}A_{4,5}G_2$ (5 %), ЛЦ1 - $K_5C_5A_5G_2$ (5%).

У мутантов *tfl1-11* были исключены из анализа следующие цветки: ЛЦ2:1 с формулой цветка $K_2C_{4,5}A_{7,5}G_2$ (14%), ЛЦ2:2 - $K_4C_4A_2G_2$ (14%), ТЦ 2 - $K_0C_0A_{1,5}G_{2,5}$ (14%). Также были исключены 2 растения со следующими параметрами на оси типа 2р число стеблевых листьев 8/6, число боковых цветков без брактеей 12/17 и число узлов от розетки 20/23 соответственно (20%).

У мутантов *tfl1-13* были исключены из анализа следующие цветки: ЛЦ1:2 - $K_3C_0A_5G_2$ (10%), ЛЦ1:3 - $K_5C_0A_1G_2$, $K_4C_4A_6G_0$, ТЦ 1 - $K_3C_{4,5}A_9G_3$ (10%), ТЦ 3 - $K_{3,5}C_0A_4G_2$ (10%).

У мутантов *tfl1-14* были исключены из анализа следующие цветки ЛЦ3:1 $K_5C_0A_5G_2$ (10%), ТЦ 1 $K_{0,5}C_0A_0G_{3,5}$ (10%), ТЦ 2 $K_7C_{4,5}A_{8,5}G_2$ (7,7%).

Для наглядности приведем один пример, как на основе гистограмм мы определяли выброс. Мы построили гистограммы значений чашелистиков (рис. 3), на которых видно,

что у цветка 2 (=ЛЦ1, так как нумерация начинается с ТЦ=1 цветок, здесь и далее на графиках) и цветка 3 (=ЛЦ2) значения, выделенные в зеленый овал, встречаются только один раз и заметно отстоят от распределения. Таким же образом выделяется значение суммы в цветке 3 на рис. 4. В данном случае оба параметра определяют один и тот же цветок с формулой $K_{0,5}C_0A_2G_{2,5}$. Именно такие цветки мы исключали из выборки и описали выше.

Наши данные по *A. thaliana* не отвечали критерию нормальности распределения согласно тесту Колмогорова-Смирнова, поэтому мы использовали для сравнения двух независимых выборок метод непараметрической статистики - критерий Mann-Whitney и при наличии нескольких выборок критерий Kruskal-Wallis (Малета, Тарасов, 1982; Zar, 2010). Критерий Mann-Whitney и его многомерный аналог критерий Kruskal-Wallis – ранговые и предназначены для сравнения выборок путем сопоставления их медиан (Малета, Тарасов, 1982; Zar, 2010). В данном случае H_0 -гипотеза предполагает равенство медиан выборок. Если H_0 -гипотеза отвергается (при $p < 0,05$), значения параметра (число чашелистиков, сумме органов, числу стеблевых листьев и т.п.) в группах, выделенных по группирующей переменной или фактору (положение цветка, порядок оси и т.п.), значительно различаются. При наличии нескольких независимых групп мы сначала определяли, влияет ли выбранный фактор на заданный параметр, используя критерий Kruskal-Wallis (Zar, 2010). H_0 -гипотеза предполагает отсутствие влияния фактора на параметр, то есть ни одна из групп, выделенных по фактору, не отличается от других. При $p < 0,05$ H_0 -гипотеза отвергается, значит фактор статистически достоверно влияет на параметр (хотя бы одна из групп статистически достоверно отличается от других). В случаях $p < 0,05$ мы проводили попарное сравнение групп между собой с помощью критерия Siegel a. Castellan (Siegel a. Castellan, 1988 цит. по: Zar, 2010), чтобы выявить, какие конкретно группы отличаются между собой. Статистически достоверными отличия считались при уровне значимости меньше 5%. Для выявления корреляций использовали ранговый коэффициент корреляции Spearman. Статистическая обработка данных проводилась в программах STATISTICA (data analysis software system), version 7 (StatSoft, Inc., 2006) и StatPlus 2009.

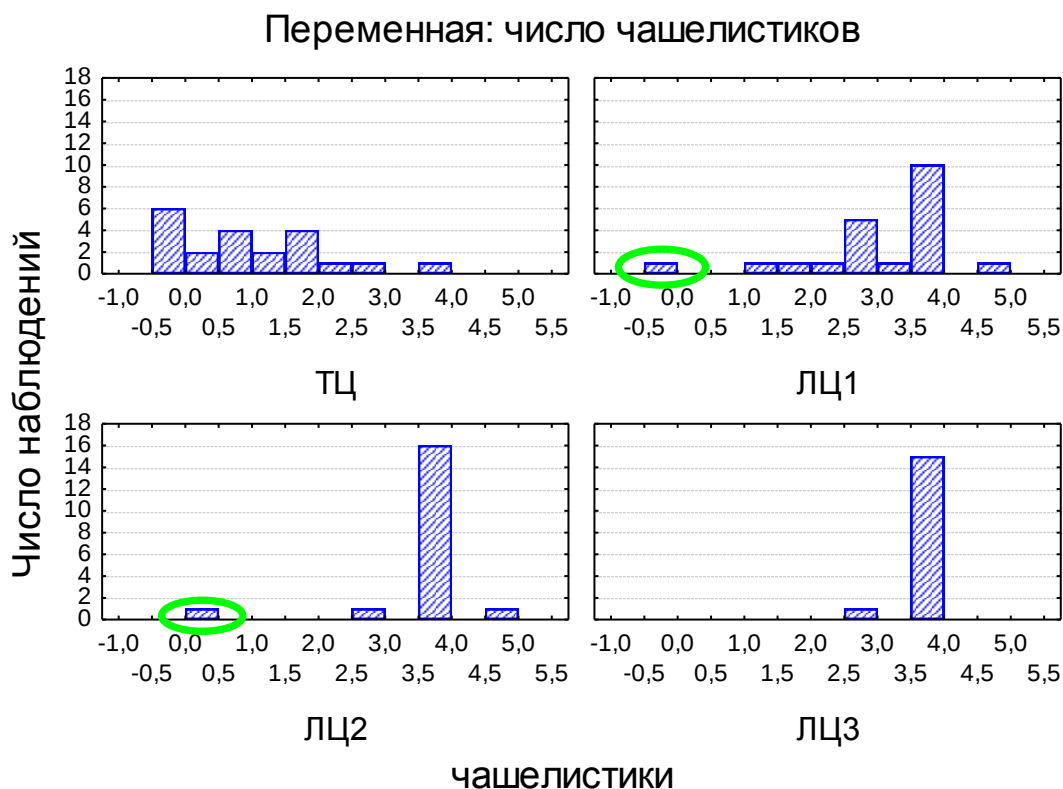


Рисунок 3. Категоризованные гистограммы значений числа чашелистиков в цветках у мутанта *tfl2-1*.

Значения выбросов определяли по гистограммам, далеко отстоящие от выборки единичные значения, такие, как обведены в зеленый овал, из анализа исключались.

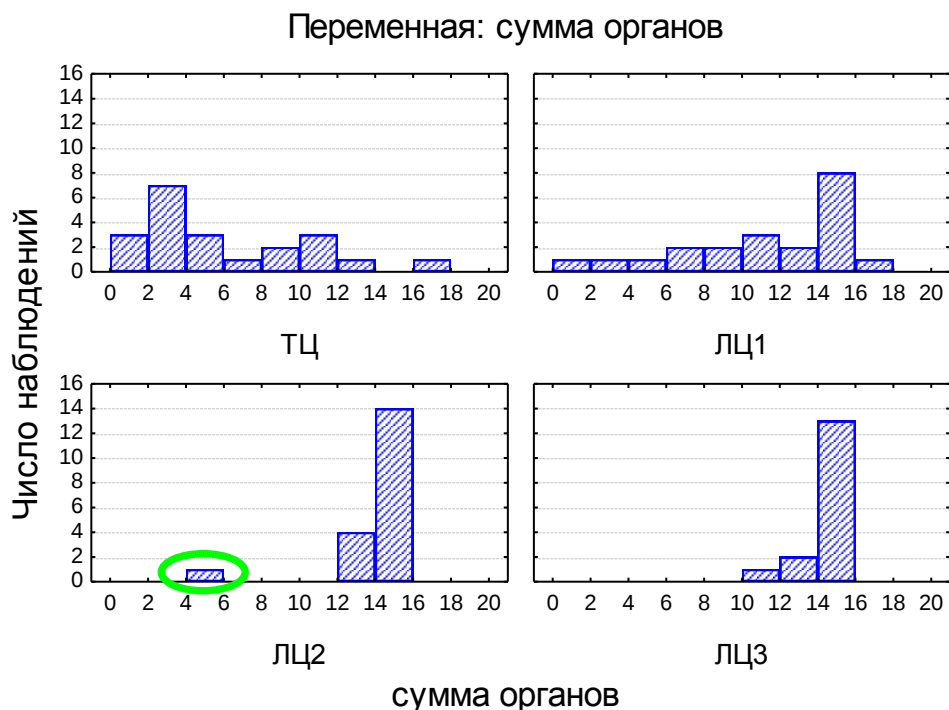


Рисунок 4. Категоризованные гистограммы значений суммы органов в цветках у мутанта *tfl2-1*.

Значения выбросов определяли по гистограммам, далеко отстоящие от выборки единичные значения, такие, как обведены в зеленый овал, из анализа исключались.

Метод обобщенных диаграмм. Для анализа данных по варьированию строения цветков *A. thaliana* и общих закономерностей строения цветков с вариабельной структурой у мутантов этого вида мы использовали метод построения обобщенных диаграмм. Такой метод уже применялся по отношению к изучению изменчивости плана строения цветка (Penin, Logacheva, 2011). Метод визуального обобщения существует давно и с успехом применяется и в других областях, например, часто он используется в антропологических исследованиях при построении обобщенных портретов из серии полученных фотографий, где существуют даже две разных методики совмещения портретов: метод Гальтона и метод Перрета (Локк К.Э., 2011). Развитие компьютерных технологий и программ позволяет использовать метод обобщения на новом уровне. В 2008 году К.Э. Локк (антрополог) в сотрудничестве с программистом М.Н. Тихомировым создали компьютерный метод обобщенного портрета аналогичный методу, предложенному Гальтоном, и написали оригинальную компьютерную программу, названную BMPtone. Программа работает с точечными изображениями формата BMP, который сохраняет информацию о каждом пикселе (2 координаты записывают положение пикселя в изображении и 3 координаты RGB (красный, зеленый, синий) записывают цвет). Этапы построения обобщенного изображения следующие: а) на цифровых изображениях проставляется по 2 реперные точки; б) реперные точки всех изображений совмещаются друг с другом при помощи компьютера, происходит масштабирование и поворот изображений; в) компьютер строит цветное обобщенное изображение, рассчитывая среднюю арифметическую величину по каждому из пикселей по 3-м цветовым каналам. Результирующее обобщенное изображение получается несколько «размытым» (Локк К.Э., 2011).

Недавно было проведено исследование, показавшее несостоятельность обобщения компьютерных изображений при помощи программы Adobe Photoshop, так как верхний слой будет вносить наибольший вклад в результат (Беликов и др., 2014), даже при использовании ранее разработанной методики А.П. Ивановской (цит. по: Беликов и др., 2014), в которой необходимо устанавливать прозрачность слоя согласно формуле $1/(2^{n-1})$, где n , где n – порядковый номер слоя. К тому же таким способом невозможно обобщить более 5-6 изображений, так как далее прозрачность становится сильно дробной и в программе Adobe Photoshop невозможно установить необходимое число, поэтому необходимо пользоваться другими программами, написанными специально для метода обобщения и корректно выдающими результат вне зависимости от последовательности слоев.

При построении диаграмм цветков *A. thaliana* использовались программы CorelDraw X5, причем изначально была создана сетка, на которую накладывали расположение органов конкретных цветков. Далее делали ряд преобразований, позволяющих проводить более корректное сравнение диаграмм. Так, все диаграммы терминальных цветков у растений с левозакрученной спиралью филлотаксиса на главной оси мы зеркально отражали, чтобы все сравниваемые диаграммы изображали терминальные цветки на побегах с правозакрученной генетической спиралью. Затем проводили поворот диаграмм для достижения их сравнимой ориентации. Эту операцию проводили в двух вариантах. В первом случае выравнивание ориентации всех диаграмм терминальных цветков проводили по плоскости срастания плодолистиков, причем так, чтобы самый верхний боковой цветок оказывался всегда в левой половине диаграммы. Во втором случае все диаграммы выравнивали по верхнему боковому цветку вокруг неподвижного центра. Для построения обобщенных диаграмм цветков использована программа BMPtone, написанная М.Н. Тихомировым.

Работа с рисунками. Построение схем проводящей системы, обработка микрографий и фотографий были выполнены в Adobe Photoshop CS4. Построение схем общего вида соцветий у мутантов *A. thaliana* и у дикого типа была сделана в Microsoft Office Power Point 2013.

Глава 3. Результаты

Раздел 3.1. Potamogetonaceae

Морфология соцветий. Для видов из секции *Potamogeton* (в понимании Мяземс, 1979) характерно многоцветковое соцветие (под «соцветием» здесь и далее мы понимаем – элементарное соцветие) колос и расположение цветков чередующимися мутовками вдоль 8 (очень редко 10) (*P. lucens*, *P. alpinus* и *P. praelongus*) или 6 (*P. natans*, *P. perfoliatus*, *P. gramineus*) ортостих: в первом случае по 4 (5) цветка в каждой мутовке, во втором – по 3 цветка в каждой мутовке, но к верхушке число цветков в мутовке может уменьшаться до 2-3 цветков (рис. 7, Б). Число мутовок в колосе варьирует: например, у *P. lucens* от 12 до 25, но в большинстве случаев их 16-20, у *P. natans* – от 12 до 23, в большинстве случаев их 15-18. На верхушке соцветия иногда мутовки выражены неясно из-за прикрепления всех цветков на разных уровнях, при этом колос может быть слегка изогнут (например, рис. 5, А, Б, рис. 6, Б, В). На молодых соцветиях мутовки видны четче, чем на взрослых.

Филлотаксис был подробно изучен у двух видов: *P. lucens* и *P. natans*. У *P. lucens* мутовчатое расположение цветков выявлено в 302 из общего числа 312 проанализированных соцветий. В остальных 10 соцветиях филлотаксис был спиральным или хаотическим. Спиральный филлотаксис в изученных соцветиях не укладывается в закономерности, описываемые рядом Фибоначчи, поскольку в таких соцветиях можно различить 3 правых парастихи и 4 левых, это соответствует ряду Лукаса (Rutishauser, Peisl, 2001). У обоих видов иногда встречается цветок, расположенный между мутовками (при наличии полного набора цветков в соседних мутовках) (рис. 5, А, Б, рис. 6, А), или один из цветков мутовки расположен выше или ниже других цветков в мутовке, иногда такой цветок может не принадлежать ни к одной из ортостих (рис. 6, А). Замечательно, что наличие такого цветка в большинстве случаев не нарушает порядок расположения лежащих выше цветков. Похожие «сбои» в филлотаксисе наблюдаются и у других многоцветковых видов *Potamogeton*. У *P. praelongus* часто можно видеть конгенитальное срастание цветков между мутовками или внутри мутовок (а иногда и то, и другое одновременно) в нижней и средней части соцветия (рис. 7).

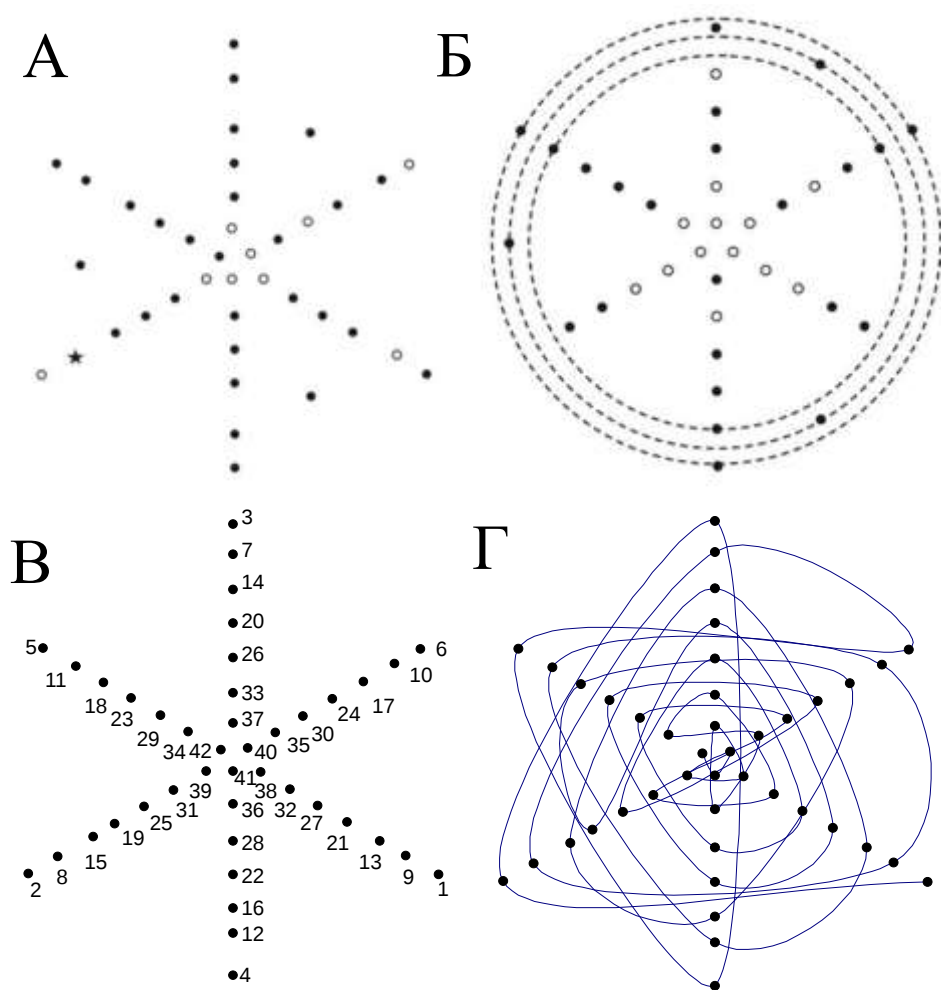


Рисунок 5. Диаграмма расположения цветков на двух колосках *P. natans*.

Черные кружки – цветки с 4 листочками околоцветника, 4 тычинками и 4 плодolistиками; незакрашенные кружки – цветки с 4 листочками околоцветника, 4 тычинками и числом плодolistиков меньше 4; звездочка – цветок с 7 листочками околоцветника, 7 тычинками и 5 плодolistиками. Брактеи на рисунке не показаны. Расстояние от кружка до центра на каждом рисунке пропорционально расстоянию от цветка до апекса соцветия. Цветки формируют чередующиеся трехчленные мутовки в обоих колосках. У каждого из колосов есть необычно ориентированные мутовки: пятая (А) и вторая (Б). У второго колоса (Б) есть также цветок, расположенный между первой и второй мутовками, но не принадлежащий ни к одной из них. Для того, чтобы сделать видимым этот добавочный цветок, цветки выше- и нижележащих мутовок соединены между собой пунктирной линией. Цветки в соцветии *P. natans* обычно располагаются немного на разных уровнях изображено на В-Г. В – порядок расположения цветков вдоль оси соцветия соответствует нумерации. Г – линия соединяет цветки согласно порядку их расположения на оси соцветия. Из рисунка видно, что расположение цветков нельзя рассматривать как спиральное, оно скорее мутовчатое.

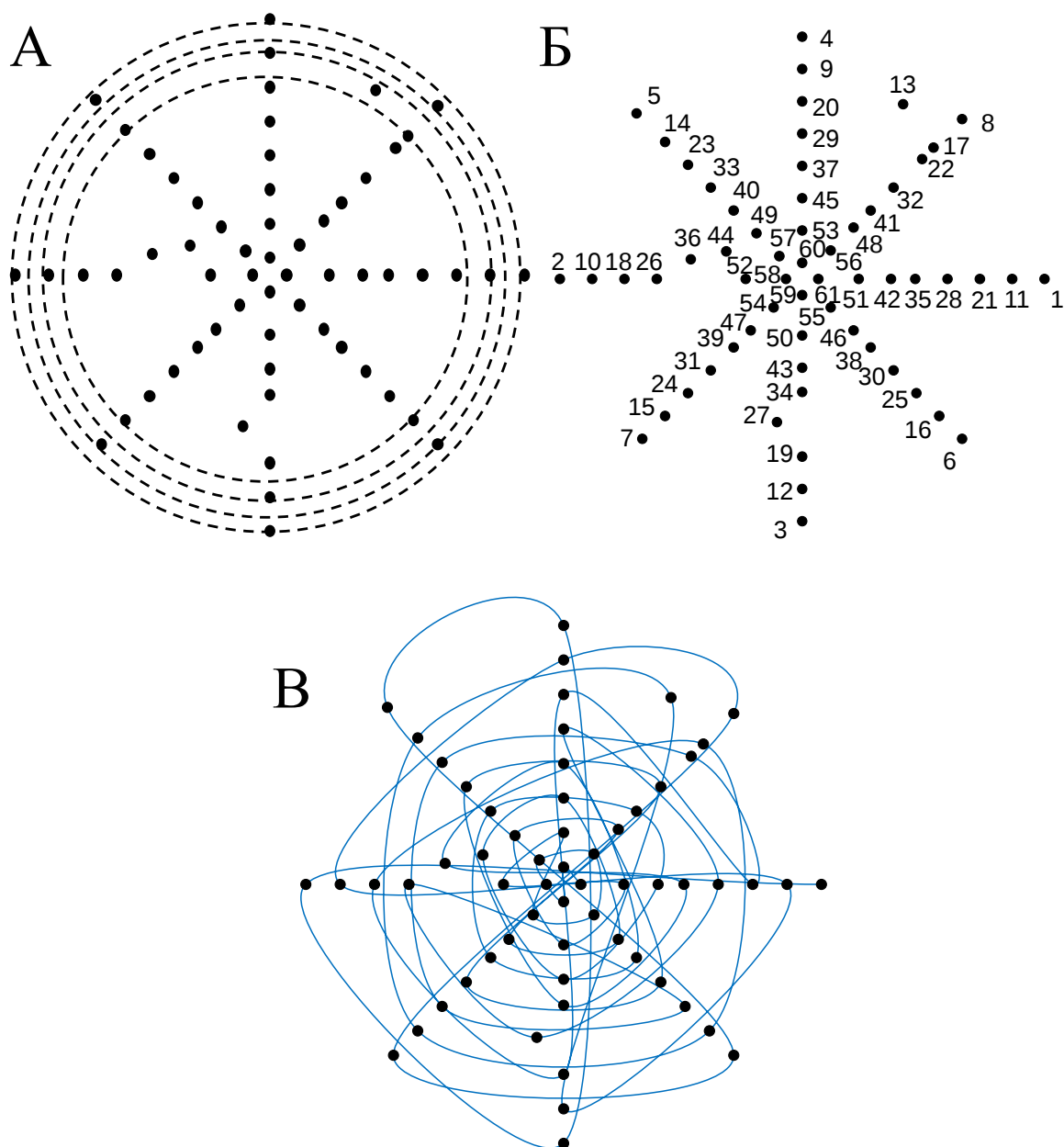


Рисунок 6. Диаграммы расположения цветков на колосе *P. lucens*.

Кружки – цветки. Брактеи на рисунке не показаны. Расстояние от кружка до центра на каждом рисунке пропорционально расстоянию от цветка до апекса соцветия. Цветки формируют чередующиеся четырехчленные мутовки. У колоса есть также цветок, расположенный между третьей и четвертой мутовками, но не принадлежащий ни к одной из них. Для того, чтобы сделать видимым этот добавочный цветок, на рис. А цветки выше- и нижележащих мутовок соединены между собой пунктирной линией. Также видны цветки, которые не принадлежат ни к одной из ортостих. Цветки в соцветии *P. lucens* обычно расположены немного на разных уровнях. На рис. Б цветки пронумерованы в порядке их расположения вдоль оси соцветия. На рис. В линия соединяет цветки согласно порядку их расположения на оси соцветия.

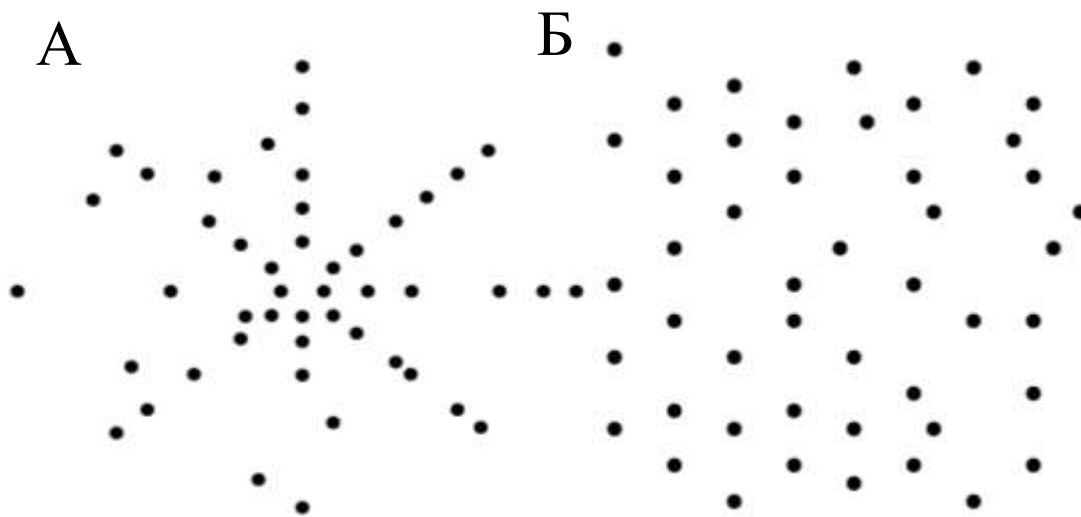


Рисунок 7. Расположение цветков на колосе *P. praelongus*.

А - диаграмма расположения цветков на колоске *P. praelongus*. Черные кружки – цветки. Брактеи на рисунке не показаны. Расстояние от кружка до центра на каждом рисунке пропорционально расстоянию от цветка до апекса соцветия. Б – расположение цветков на том же самом колоске, представленное в развертке. Видно, что хоть ортостихи и видны, однако есть большое число сбоев в расположении цветков.

У изученных видов секции *Potamogeton* цветок обычно находится в пазухе небольшой, заметной только при внимательном рассмотрении, неваскуляризованной брактеи (рис. 8, А). Иногда такие брактеи могут иметь зубчики или лопасти, или быть настолько рассечены, так что создается впечатление наличия двух брактей у одного нормального цветка (рис. 8, А).

Однако встречаются случаи, когда все цветки верхней мутовки (рис. 9, Г) или только их часть не имеют брактей (рис. 9, Б, В; Локк и др., 2010). Поэтому корректнее говорить не о филлотаксисе, а об антотаксисе в соцветиях рдестов.

У *P. crispus* из секции *Batrachoseris* цветки сидят очередно, однако лишь в отдельных случаях их спиральный филлотаксис укладывается в филлотаксис, описываемый рядом Фибоначчи, чаще встречаются случаи более сложных спиралей. В зависимости от популяции число цветков может сильно варьировать: в популяции из Большого Очаковского пруда число цветков на оси соцветия всего 3 (редко 4), в популяции из реки Воря число цветков 6-9, а в Лебяжьем озере встречаются оба этих варианта и переходные типы. У *P. crispus* брактей нет.

У *P. berchtoldii* из секции *Graminifolii* цветков мало - 2-3 цветка (рис. 8, В). Они сидят очередно вдоль двух ортостих. На соцветии есть небольшие брактеи – такие же, как и у многоцветковых рдестов.

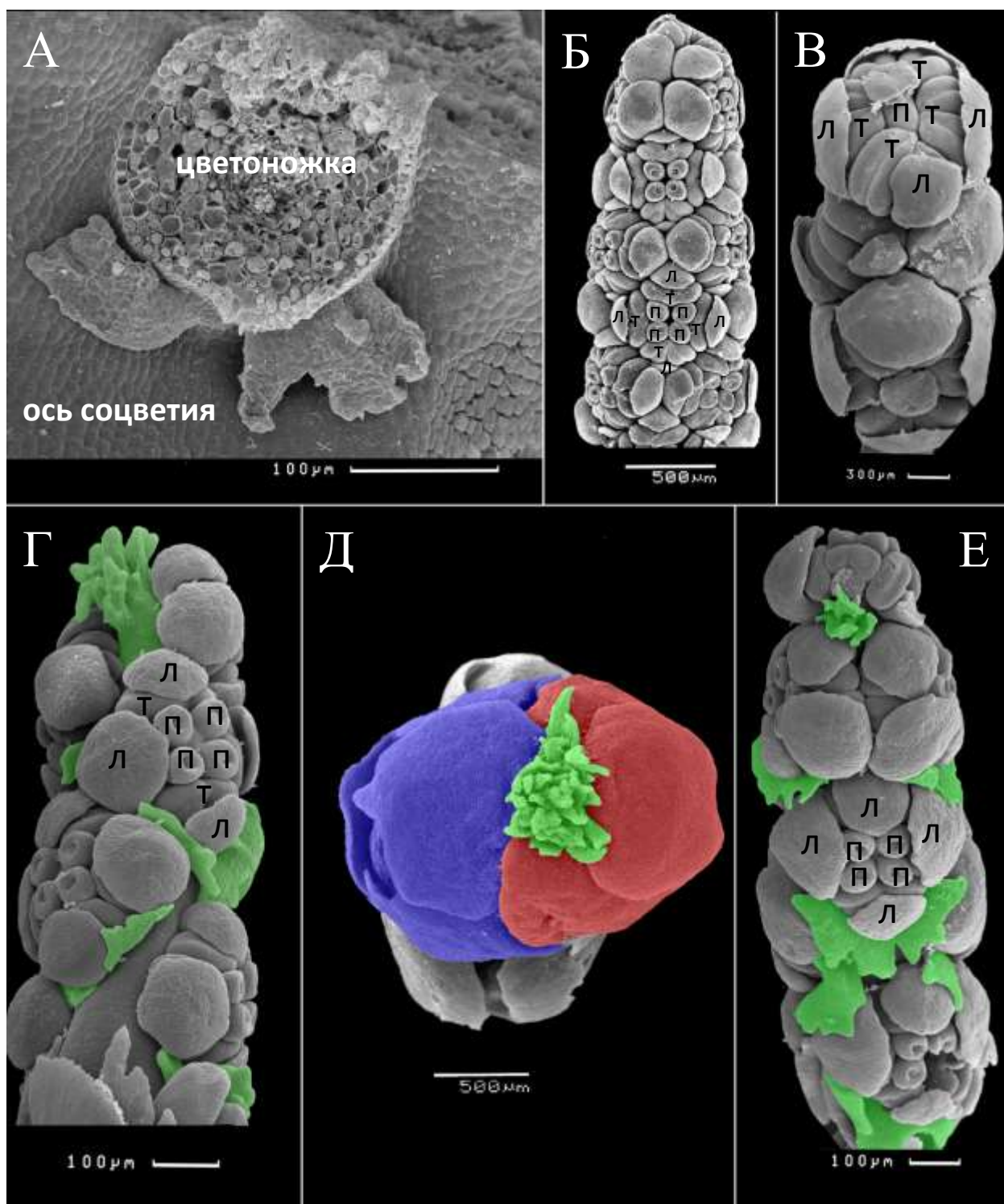


Рисунок 8. Внешний вид соцветий рдеста с брактями.

А – внешний вид двулопастной брактей. Б – внешний вид мутовчатого соцветия *P. alpinus*. В -внешний вид соцветия с гинецеем из 1 плодолистика *P. berhtoldii*. Г –внешний вид соцветия *S. pectinata*. Условные обозначения: зеленым выделены хорошо развитые брактей и лопастная структура на верхушке соцветия, образованная сросшимися брактями, красным и синим – два верхних цветка, л – листочек околоцветника, т – тычинка, п - плодолистик.

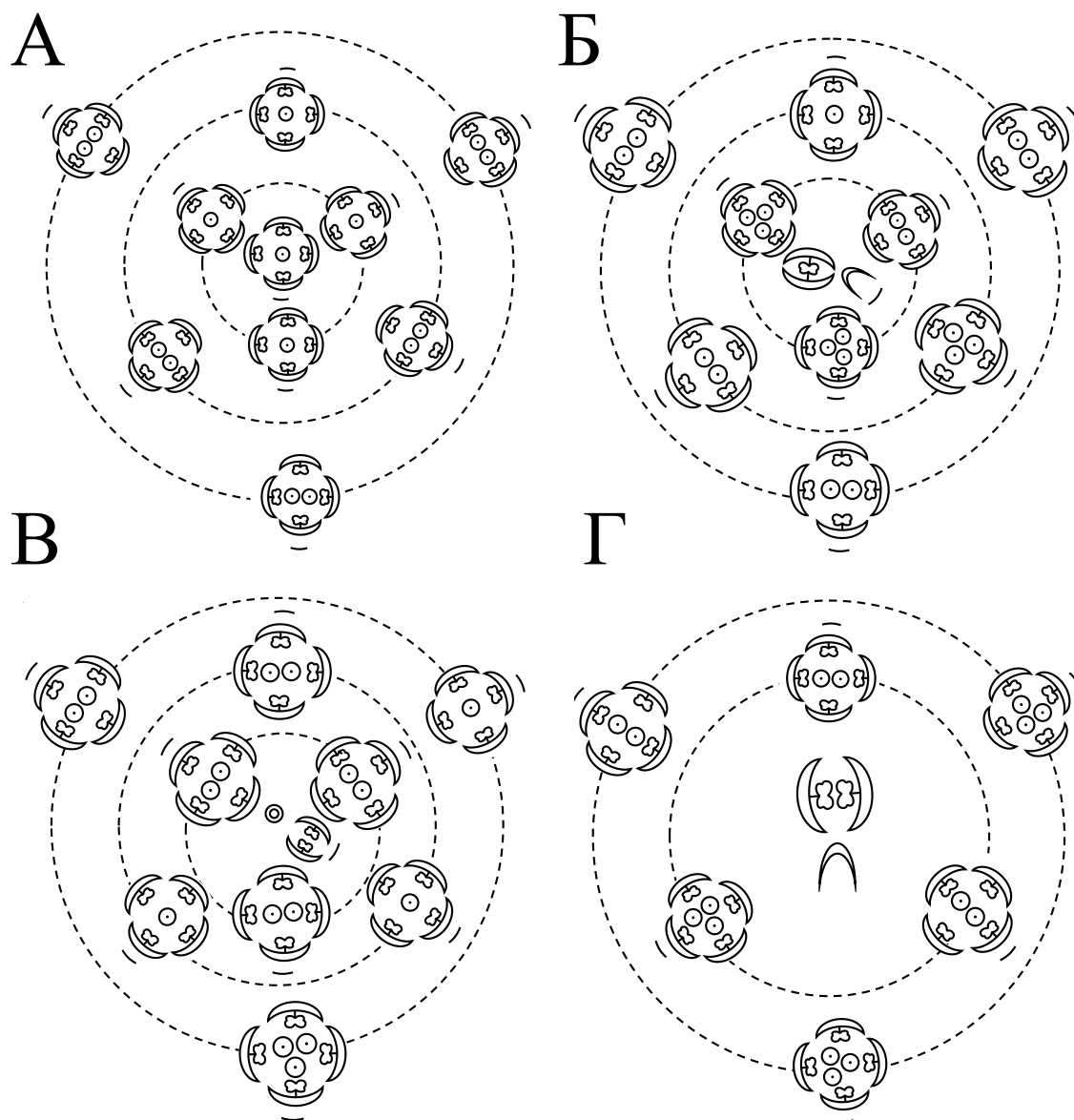


Рисунок 9. Разнообразие структур на верхушке соцветий рдеста в виде диаграмм трех верхних мутовок *P. natans*.

А – на верхушке – структура с числом частей, как в типичном цветке, имеющая одну брактею. Б, В – верхняя мутовка состоит из двух обедненных структур, одна из которых несет брактею, а другая нет. Г – верхняя мутовка состоит из двух обедненных структур, не несущих брактей. Условные обозначения: — – брактея,  – листочек околоцветника,  – листочек околоцветника с тычинкой,  – фертильный плодолистик,  – стерильный плодолистик,  – трубчатая структура,  – продолжение оси соцветия. Пунктирной линией соединены цветки, входящий в состав одной мутовки. Диаграммы верхушек соцветий на А-Г соответствуют фотографиям А-Г на рис. 11.

У *S. pectinata* цветки сидят очередно вдоль четырех ортоств с углом дивергенции около 90° , в верхней части соцветия филлотаксис становится двурядным. Число цветков небольшое – от 3 до 10. *S. pectinata* имеет большие хорошо заметные брактей и трубчатую многолопастную структуру на верхушке соцветия (рис. 8, Г; Lock et al., 2013, 2014). По полученным нами анатомическим данным, ни брактей, ни терминальная структура *S. pectinata* не васкуляризованы. Брактей, несмотря на значительный размер, состоят всего лишь из двух слоев клеток, как и типичные брактей *Potamogeton* (Lock et al., 2014).

У *Groenlandia densa* открытый двух цветковый колос. Цветки сидят очередно с углом расхождения 180° , однако смещение одного цветка относительно другого можно увидеть только на ранних стадиях развития, во взрослом же состоянии цветки кажутся супротивными. Брактеев нет. Число цветков очень стабильно, нам не удалось найти ни одного отклонения в какую-либо сторону от двух цветков (Lock et al., 2014), так же, как и ни одной терминальной структуры на верхушке соцветия внутри изученной нами популяции. Были проанализированы все собранные соцветия (более 60 экземпляров).

Типичное строение цветка у представителей трех изученных родов одинаковое: 4 листочка околоцветника (2 в медианном и 2 в трансверзальном положении), 4 противолечащие им тычинки и 4 свободных плодolistика, которые чередуются с тычинками. Основания листочков околоцветника и тычинок, лежащих на одних радиусах, конгенитально сросшиеся. Однако при изучении конкретных видов можно наблюдать вариации числа органов в цветке, особенно плодolistиков. Так, в популяции *P. berchtoldii* из Большого Очаковского пруда все цветки на соцветии были с 1 плодolistиком (рис. 8, В), причем ориентация плодolistика (при отсутствии брюшного шва устанавливаемая по положению семяпочки) могла быть различной в цветках одного и того же соцветия. В популяции *P. berchtoldii* из реки Воря цветки имели различное число плодolistиков – от 2 до 4.

Большинство соцветий у всех изученных видов *Potamogeton* не имеет терминальной структуры. В многоцветковых соцветиях при приближении к верхушке соцветия начинают чаще встречаться «обедненные» обоеполые или мужские цветки (рис. 16), то есть цветки с меньшим, чем в типичном цветке, числом органов. Например, у *P. natans* не найдено ни одного соцветия, в котором бы последнюю верхнюю мутовку составляли цветки типичного строения (см. табл. 3), более того, обычно три верхних мутовки составлены обедненными цветками (рис. 9, рис. 11, А, Д, З; рис. 12, А, рис. 13, А, Г; рис. 14, Н, О), и лишь с 4-6 мутовки сверху они составлены уже цветками типичного строения (Lock et al., 2009).

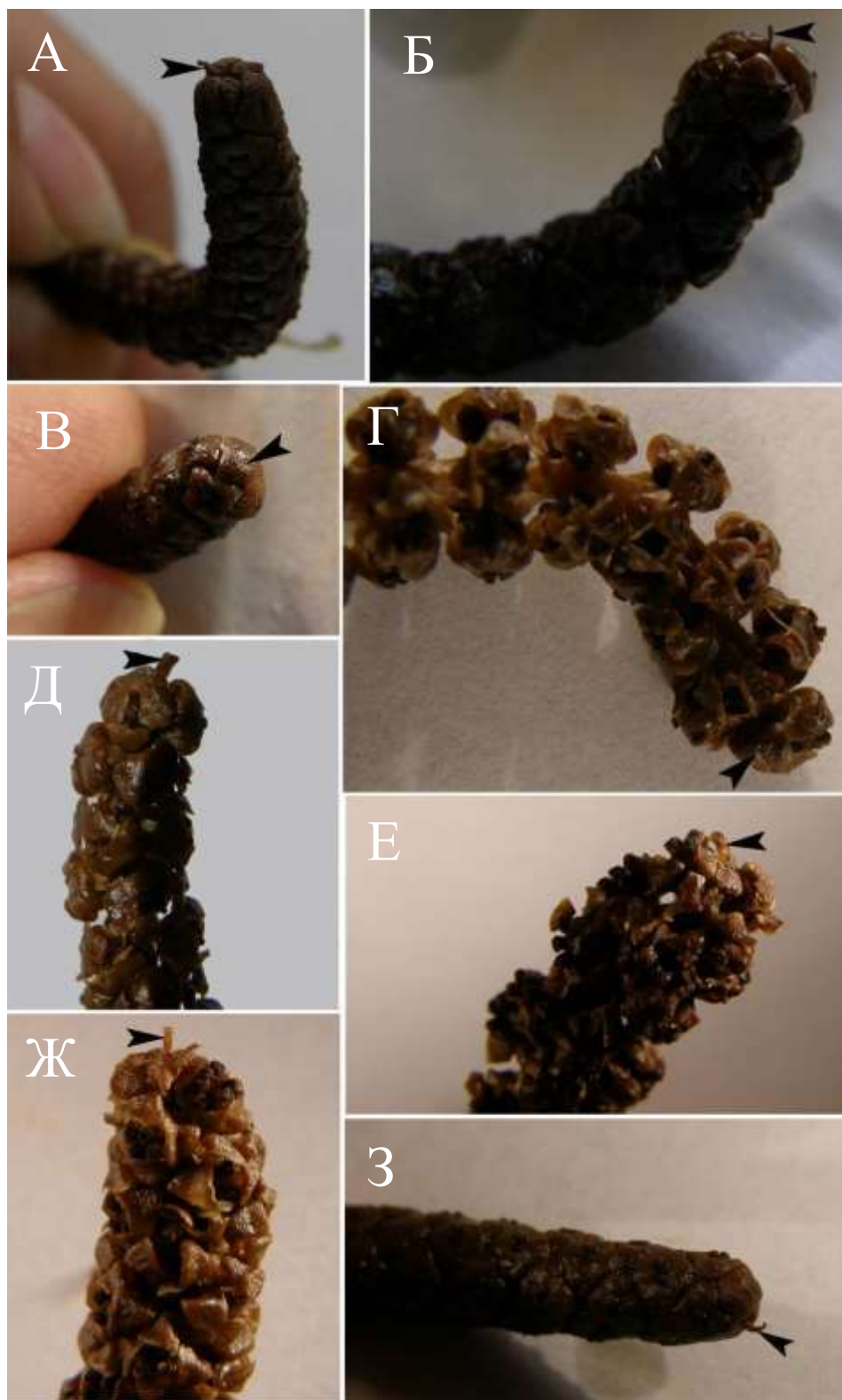


Рисунок 10. Разнообразие структур на верхушке соцветий рдеста.

А, Д, З – *P. natans*, Б-Г, Е, Ж – *P. lucens*. А, Б, Д-З - стрелка указывает на трубчатую структуру, как в терминальном, так и в боковом положении. В, Г - стрелка указывает на терминальную цветкоподобную структуру.

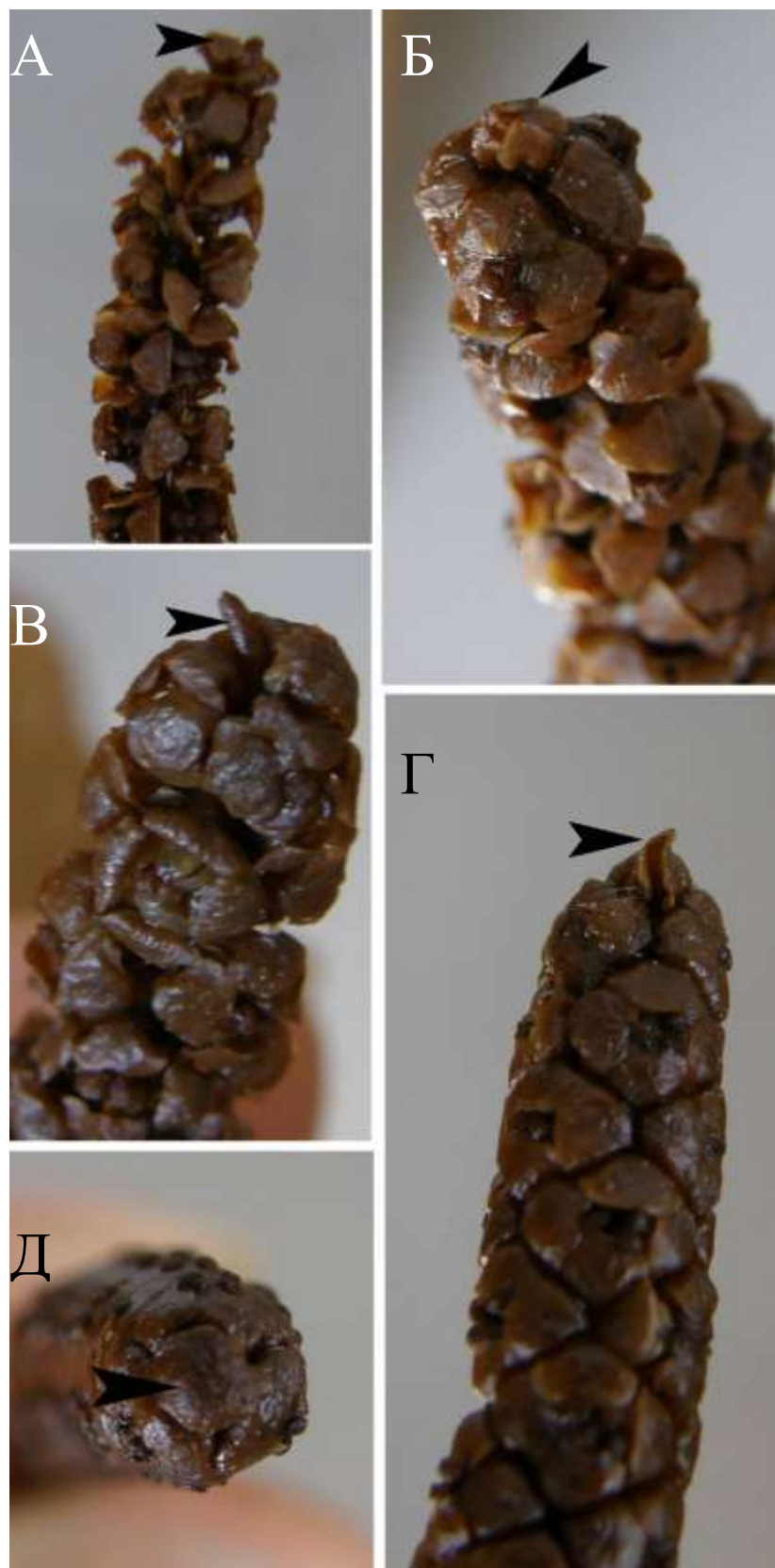


Рисунок 11. Разнообразие структур на верхушке соцветий *P. natans*.

А, Б, Д - стрелка указывает на терминальную цветкоподобную структуру. В - стрелка указывает на трубчатую структуру в боковом положении. Г - стрелка указывает на свернутый вдоль спинной стороны листочек околоцветника, который входит в состав верхней мутовки.

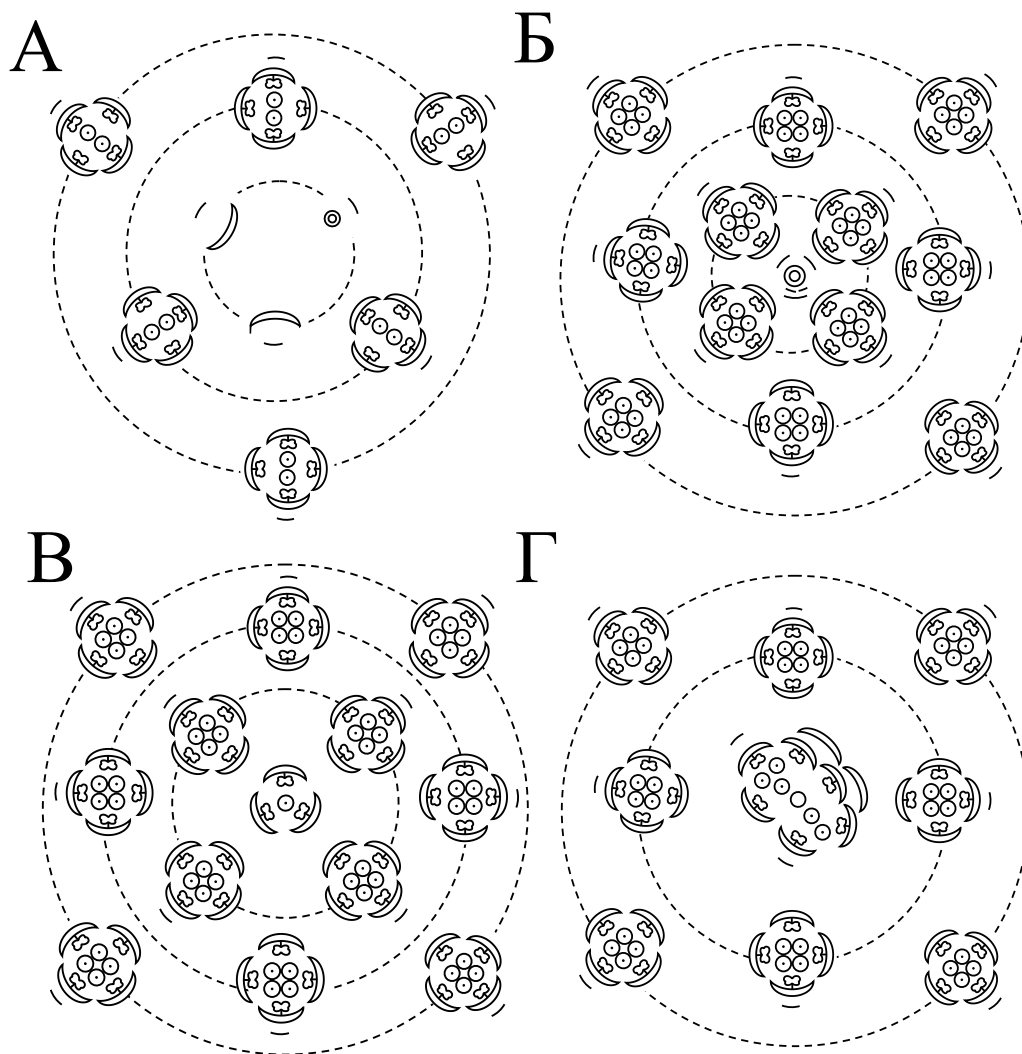


Рисунок 12. Разнообразие структур на верхушке соцветий рдеста в виде диаграмм трех верхних мутовок.

А – *P. natans*, Б-Г – *P. lucens*. А – верхняя мутовка состоит из трех обедненных цветков с брактями. Б – в терминальном положении находится тучатая структура с пятью брактями, одна из брактеев располагается ниже других. В – обедненные структуры в терминальном положении, не имеющие брактеев. Г – полимерная терминальная структура с числом частей больше, чем в типичном цветке, окруженная двумя брактями. Диаграммы верхушек соцветий на А-Г соответствуют фотографиям А-Г на рис. 10. Условные обозначения на рис. 9.

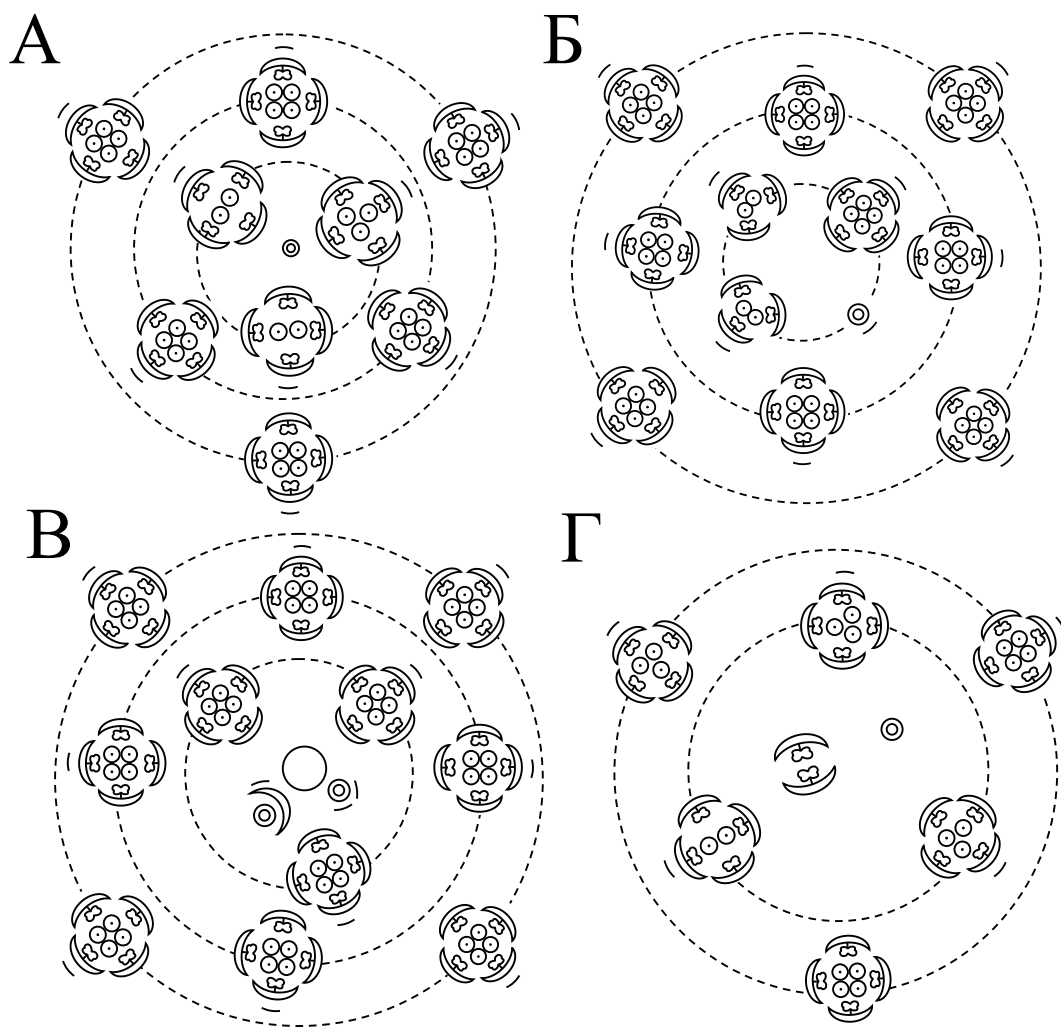


Рисунок 13. Разнообразие структур на вершшке соцветий рдеста в виде диаграмм трех верхних мутовок.

А, В, –*P. natans*. Б, Г,– *P. lucens*. Диаграммы вершшек соцветий на А-Г соответствуют фотографиям Д-З на рис. 10. А – обедненные структуры в терминальном положении, не имеющие брактей. Б – верхняя мутовка содержит как обедненные, так и типичные цветки. В – верхняя мутовка состоит из двух трубочек, одна из которых сближена с листочком околоцветника, несущим брактею, но сама брактей не имеет, другая имеет две брактей, в центре остается продолжение оси соцветия. Г – верхняя мутовка состоит из двух обедненных структур, не несущих брактей. Условные обозначения на рис. 9.

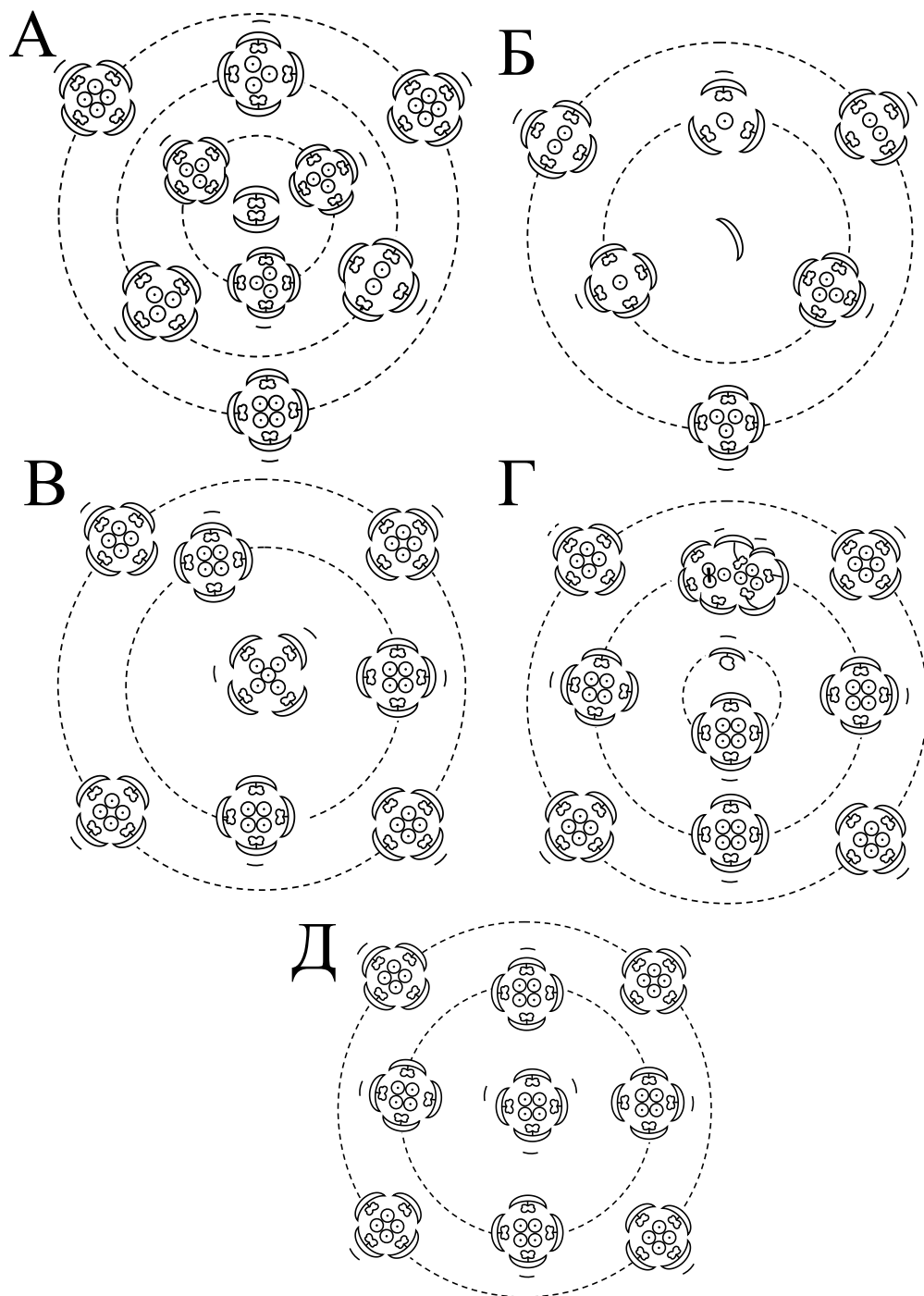


Рисунок 14. Разнообразие структур на верхушке соцветий рдеста в виде диаграмм трех верхних мутовок. А, Б – *P. natans*. В–Д – *P. lucens*.

Диаграммы верхушек соцветий на А соответствуют фотографии Д на рис. 11. А, Б – обедненные структуры в терминальном положении, не имеющие брактеев. В – в терминальном положении структура из четырех листочков околоцветника, четырех тычинок и 5 плодолистиков, окруженная двумя брактеев. Г – верхняя мутовка содержит как обедненные, так и типичные цветки. Д – в терминальном положении структура с числом частей, как в типичном цветке, окруженная тремя брактеев. Условные обозначения:  – сросшиеся плодолистики, остальные представлены на рис. 9.

У других многоцветковых видов встречаются колосья, в состав которых входят только типичные цветки (рис. 12, Б-Г, рис. 14, В, Д), но обычно в состав верхней мутовки наряду с типичными цветками входят обедненные цветки (рис. 13, Б, В; рис. 14, Г). У *P. lucens* в третьей и второй мутовке сверху тоже встречаются обедненные цветки, но реже, чем у *P. natans* (см. таблицу 3; Локк и др., 2010). У малоцветковых рдестов таких тенденций нет или они выражены очень слабо. У изученных видов *Potamogeton* и *S. pectinata* в среднем в 25% случаев встречаются различные терминальные структуры. Нижеописанные типы терминальных структур можно встретить с той или иной степенью частоты у представителей каждого вида.

Первый тип, который в ряде случаев образуется на верхушке соцветия, - полимерная структура. Ее можно интерпретировать как результат конгенитального срастания нескольких латеральных цветков (Lock et al., 2008, 2009). Отметим, что у многоцветковых рдестов конгенитальное срастание может происходить как между цветками, входящими в одну мутовку, так и между цветками из соседних мутовок. Полимерная структура несет в два-три раза больше частей, чем в типичном цветке, и в основании имеет число брактеей (если они есть), предположительно соответствующее числу вошедших в ее состав цветков (рис. 11, Г; рис. 12, Г; рис. 14, Г).

Второй тип – это структуры, у которых число частей близко к таковому в типичном цветке, но может отличаться от него на один. В брактеозных соцветиях (Lock et al., 2009) в основании такой терминальной структуры обычно располагаются две-три брактеей (рис. 16, П, С) или, напротив, ни одной брактеей (рис. 11, В, Д; рис. 12, В; рис. 13, А; рис. 14, А, Б).

Третий тип – это «обедненная» терминальная структура, то есть структура с числом элементов, меньшим, чем в типичном цветке (Lock et al., 2009). Степень «обеднения» терминальной структуры может быть различной. Она либо обоеполая с меньшим числом частей (рис. 9, А; рис. 11, А, В; рис. 12, В), чем у нормального цветка, либо мужская (число листочков околоцветника и тычинок может варьировать от четырех до одного) (рис. 11, Д; рис. 14, А).

Четвертый тип, который является предельным случаем «обеднения», представлен одним листочком околоцветника (рис. 14, Б) или трубчатой или нитчатой структурой (рис. 11, Б; рис. 12, Б) в терминальном положении (Lock et al., 2009, 2010). Трубчатая структура по анатомическому строению сходна с листочком околоцветника: под эпидермой расположены крупные клетки паренхимы, затем аэренхима и в центре – проводящий пучок, который (как и в листочках околоцветника) может быть коллатеральным или концентрическим (см. ниже рис. 23, Б).

Все вышеописанные структуры могут и не занимать строго терминального положения, а встречаться среди нормальных цветков в последней мутовке колоса или же составлять всю мутовку (рис. 9, В; рис. 11, В, Е-З; рис. 13, Б-Г). У многоцветковых рдестов случаи «обеднения» и срастания цветков чаще встречаются на верхушке соцветия (в пределах верхних трех мутовок), чем в средней его части (табл. 5). У малоцветковых видов *Potamogeton* и у *S. pectinata* изменения могут затрагивать 1-2 верхних цветка.

В обедненных мужских цветках и терминальных структурах может наблюдаться срастание тек тычинок (рис. 9, Б; рис. 11, Б), а в полимерных и олигомерных обоеполых терминальных структурах – срастание плодолистиков (рис. 14, Г). Иногда встречаются недоразвившиеся тычинки (рис. 14, Г) и стерильные плодолистики (рис. 11, Г; рис. 12, Г), хотя в большинстве случаев терминальные структуры имеют тычинки и плодолистики нормального строения и завязывают плоды.

Процент колосьев с терминальной структурой (окруженной несколькими брактелями или не несущей брактель) был подробно изучен на примере двух многоцветковых видов рдеста (*P. lucens* и *P. natans*). Он различается как у двух этих видов (табл. 6), так и в двух изученных популяциях одного вида *P. lucens* (табл. 7). Однако в любом случае не менее 17% изученных колосьев обладают каким-либо видом терминальной структуры (Локк, 2010).

Морфогенез соцветий и цветков. Морфогенез цветков и соцветий и формирование терминальной структуры были изучены среди многоцветковых рдестов у *P. alpinus*, *P. praelongus*, *P. perfoliatus*, *P. gramineus*, среди малоцветковых видов у *P. crispus*, *P. berchtoldii*, а также у *S. pectinata* и у *Groenlandia densa*.

Морфогенез цветков типичного строения у всех вышеперечисленных объектов протекает сходным образом, поэтому ниже приводим единое описание на примере развития цветков у *P. perfoliatus* (рис. 15). На флоральном примордии сначала закладываются трансверзальные листочки околоцветника, затем медианные. Практически одновременно с медианными листочками околоцветника начинают закладываться трансверзальные тычинки. С небольшим отставанием от них закладываются медианные тычинки. Отметим, что скорость развития примордия тычинки может быть разной, так как в одном цветке у любого из изученных видов можно встретить два состояния: когда одна тычинка как бы закладывается двумя примордиями, а другая тычинка одним, причем их положение в цветке может быть разным (рис. 16, рис. 17).

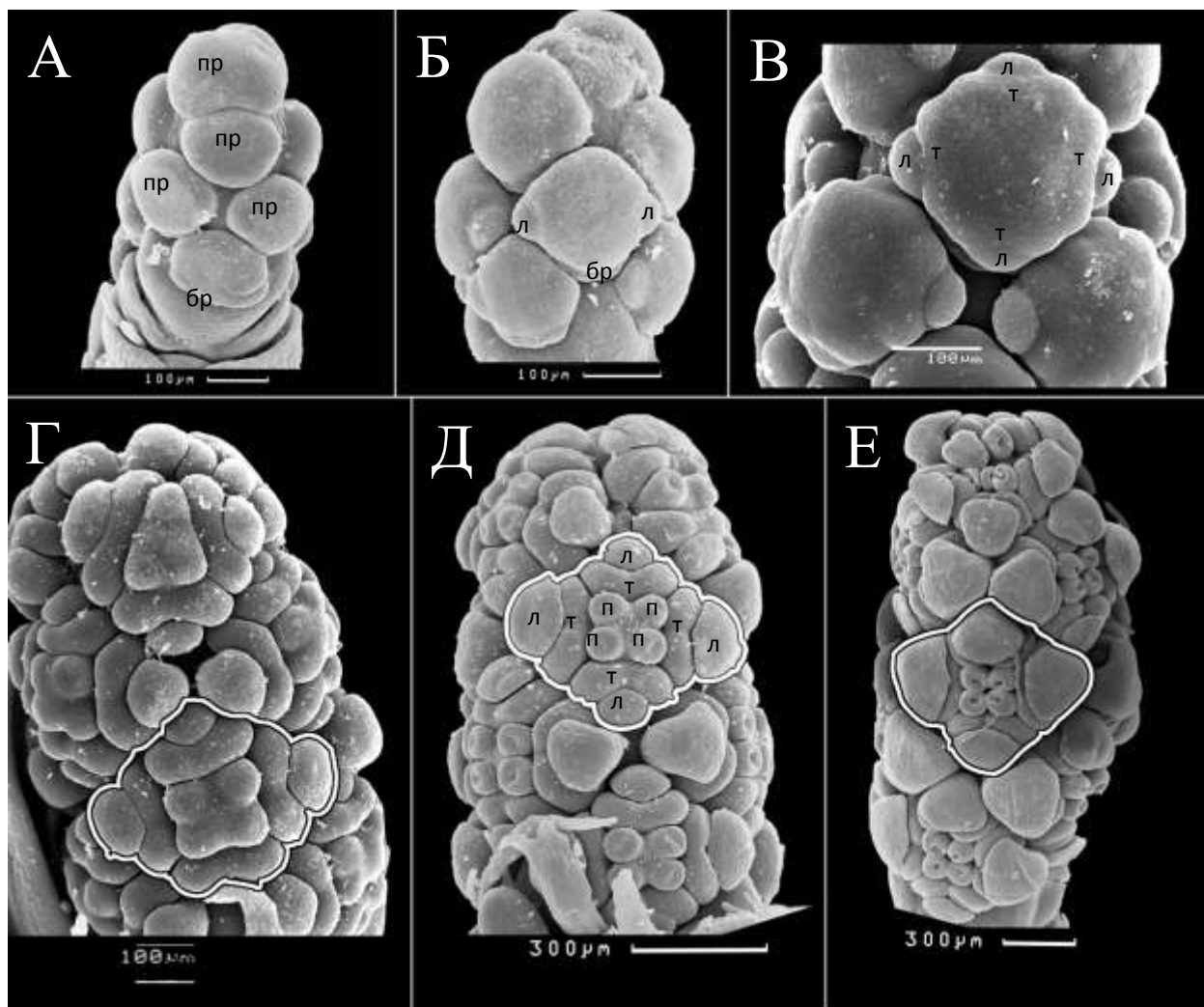


Рисунок 15. Мофогенез цветка и соцветия *P. perfoliatus*.

А – акропетальное заложение цветков на соцветии, дифференциация брактей из общего с цветком примордия. Б – отделяются примордии латеральных листочков околоцветника, обозначаются будущие примордии медианных листочков околоцветника. В – заложение примордиев тычинок. Г – заложение примордиев плодolistиков, можно видеть развитие трехчленного цветка (на него указывает синяя стрела). Д-Е – дифференциация пыльников тычинок на теки, дальнейшее развитие плодolistиков. А-В – ранние стадии развития, где брактя еще видна. Г-Д – поздние стадии развития, где размечены уже все будущие органы, однако брактя перестает быть заметной. Условные обозначения: бр – брактя, л – листочек околоцветника, т – тычинка, п – плодolistик, белым обведен один цветок. А, Е – стрелкой обозначены полимерные структуры. Б – стрелкой обозначена верхушка соцветия, на которой начинает развиваться терминальная структура. Г, Д – стрелкой обозначены обедненные цветки.

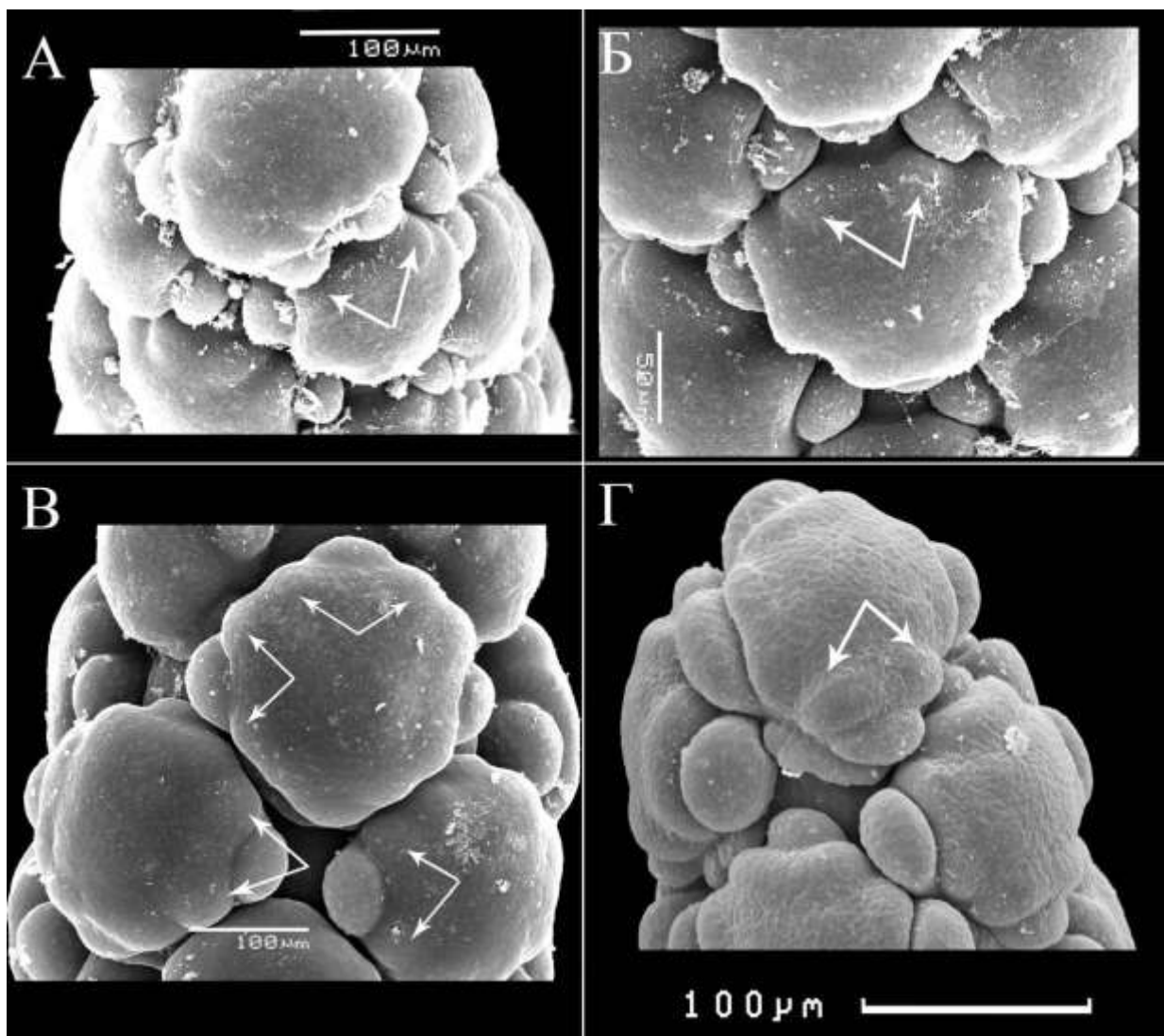


Рисунок 16. Развитие тычинок у разных видов рдестов.

А-Б – *P. praelongus*, В – *P. perfoliatus*, Г – *P. gramineus*. Условные обозначения: двойными стрелками показаны тычинки, закладывающиеся двумя примордиями.

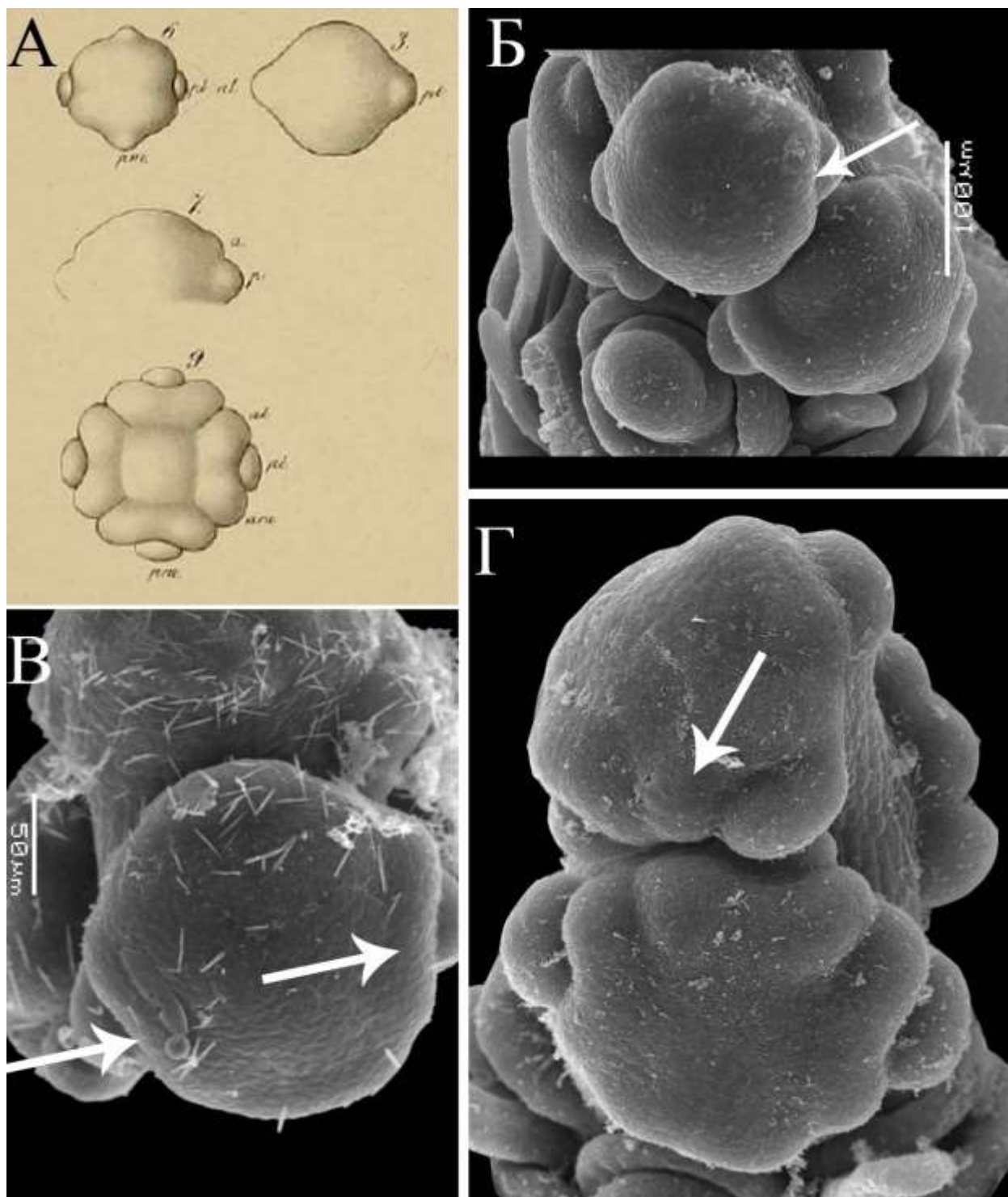


Рисунок 17. Развитие тычинок у *P. crispus*.

А – рисунок развития цветка *P. crispus* из работы Hehemaier (1870), на который автор ссылается при описании заложения тычинки двумя примордиями. Б-Г – микрофотографии развития тычинок, полученные нами. Условные обозначения: одиночными стрелками показаны тычинки, закладывающиеся одним примордием.

После заложения тычинок образуется, как правило, четыре примордия плодолистиков. Из-за неравномерного роста в центре каждого плодолистика образуется углубление. При дальнейшем развитии плодолистика образуется короткая трубка, внутри которой видна единственная семяпочка. Таким образом, плодолистик асцидиатный. Вскоре начинается неравномерный рост спинной и брюшной стороны плодолистика, затем образование рыльца.

По особенности заложения плодолистиков можно особо выделить популяцию *P. berchtoldii* из Большого Очаковского пруда, у которого в цветках только один плодолистик. Этот плодолистик закладывается из всего свободного массива недифференцированной ткани, оставшейся в центре развивающегося цветка после заложения тычинок (рис. 18).

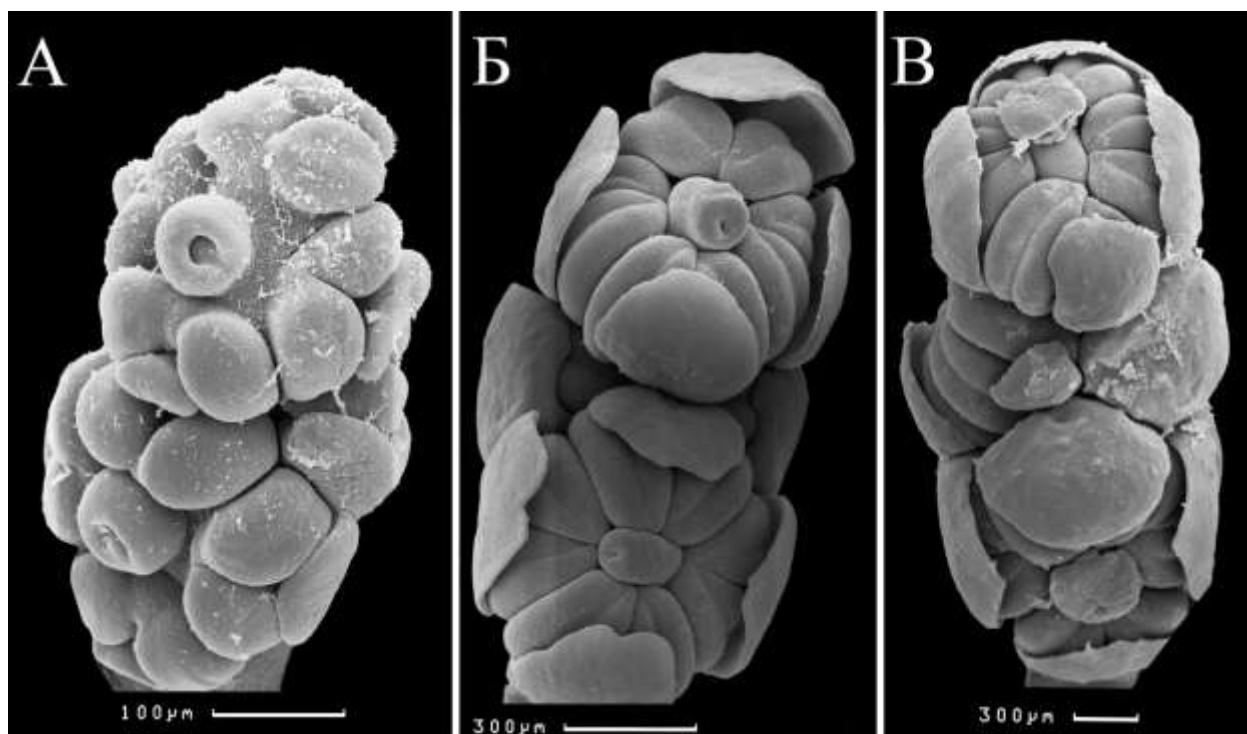


Рисунок 18. Развитие соцветия *P. berchtoldii*.

А-В – соцветия с 1 плодолистиком у *P. berchtoldii*, в разных цветках одного соцветия ориентация плодолистика различна.

Морфогенез соцветий *Potamogeton*. У изученных видов рода *Potamogeton* морфогенез соцветий имеет следующие общие черты (рис. 15, рис. 19): соцветие развивается на верхушке стебля, все цветки закладываются акропетально мутовками или по спирали. Молодое соцветие плотно закрыто боковыми листьями. С двух сторон к основанию развивающегося соцветия прилегают еще два молоденьких соцветия на более ранних стадиях развития, расположенных в пазухах верхних боковых листьев.

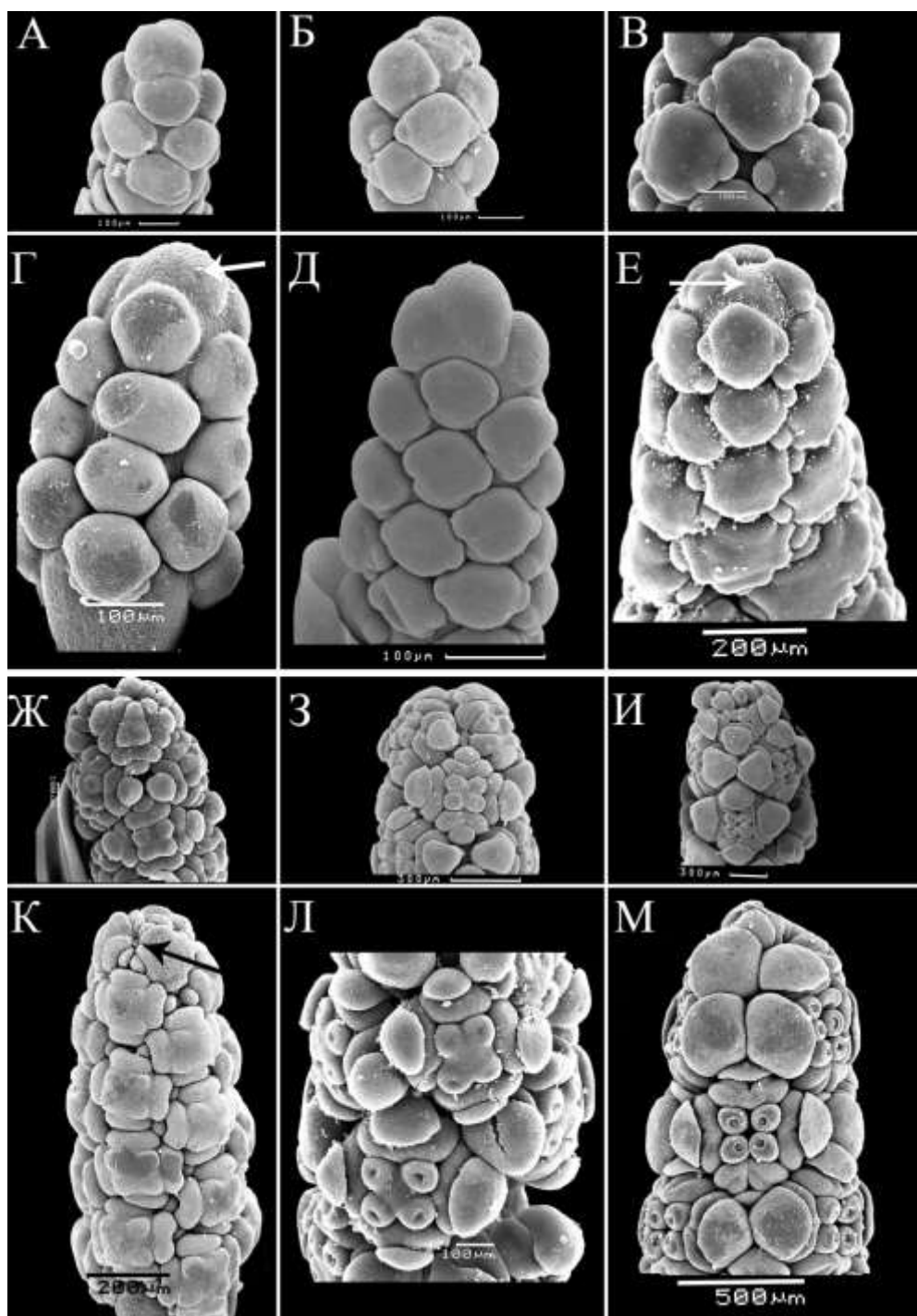


Рисунок 19. Развитие разных видов *Potamogeton*.

А-В, Ж-И – стадии развития *P. perfoliatus* (более крупно представлены на рис. 15). Г-Е, К-М – аналогичные им стадии развития разных видов *Potamogeton*. Г, К, М – *P. alpinus*. Д – *P. gramineus*. Е, Л – *P. praelongus*. Г-Е – ранние стадии развития соцветия (дифференцировка брактей из общего комплекса брактей-цветков; акропетальное заложение цветков) и цветка (заложение примордиев латеральных листочков околоцветника; заложение примордиев медианных листочков околоцветника, разметка примордиев тычинок). Г – стрелка указывает на примордий будущей полимерной структуры, судя по его размеру. Е – стрелка указывает на открытую верхушку соцветия. К-М – более поздние стадии развития, соцветия заканчивающиеся на полном заложении всех органов. К – стрелка указывает на примордии филаментоподобных органов.

Сначала на оси соцветия появляется единый комплексный примордий будущего цветка и брактеи (при ее наличии). Брактея формируется в нижней части комплексного примордия (рис. 15, А-В), развивающийся примордий цветка очень быстро увеличивается в размере и загораживает собой брактею, которая хотя и увеличивается немного в размере, но остается не видна на более поздних стадиях без удаления флорального примордия или молодого цветка (рис. 15, Г-Е).

В пазухах 1-2 почти супротивно сближенных листьев, расположенных на главной оси непосредственно под соцветием, находятся соцветия 2 порядка на более ранних стадиях развития, закрытые 1-2 сближенными листьями (в пазухах которых также могут находиться соцветия 3 порядка и т.д.). После отцветания соцветия на главной оси, ножка соцветия начинает интеркалярно расти, вынося колос над поверхностью воды.

Мы установили в развитии соцветия сбои в филлотаксисе, заложение обедненных цветков в верхней мутовке (рис. 15, Г), заложение различных типов терминальных структур (рис. 15, Е). На ранних стадиях (рис. 19) мы можем лишь предполагать по размеру флоральных примордиев (больше они или меньше соседних) будет ли это цветок типичного строения или нет. На более поздних стадиях мы можем увидеть конкретные типы цветков или структур, отличные от типичного строения.

Терминальная структура закладывается одним примордием (рис. 15; рис. 19; рис. 20, Б), размер которого варьирует и определяет полимерность или олигомерность дефинитивной терминальной структуры. Терминальная структура или немного опаздывает в развитии относительно цветков верхней мутовки или находится на той же стадии развития, что и они. В терминальной структуре закладываются листочки околоцветника, потом тычинки, за ними плодолистики (при их наличии). Формируются бутон, листочки околоцветника плотно закрывают от нас репродуктивные органы. В олигомерной структуре все органы одного типа формируются одновременно, в полимерной же структуре существует небольшой градиент развития. Во втором случае образуется не округлый в очертаниях примордий, а овальный, в центральной части которого органы одного типа немного запаздывают в развитии относительно соответствующих органов, удаленных от центра. Лучше всего этот градиент заметен на плодолистиках. Трубочки и ниточки на ранней стадии неотличимы и закладываются одним маленьким примордием иногда с волнистым краем. Затем примордий либо равномерно вытягивается и образует ниточку, либо его края активно растут, а центр нет, и формируется трубочка. Если не учитывать разницу в размерах примордиев, то самые ранние этапы развития трубочки сходны с таковыми асцидиатного плодолистика. Однако плодолистик достаточно быстро становится двустороннесимметричным.

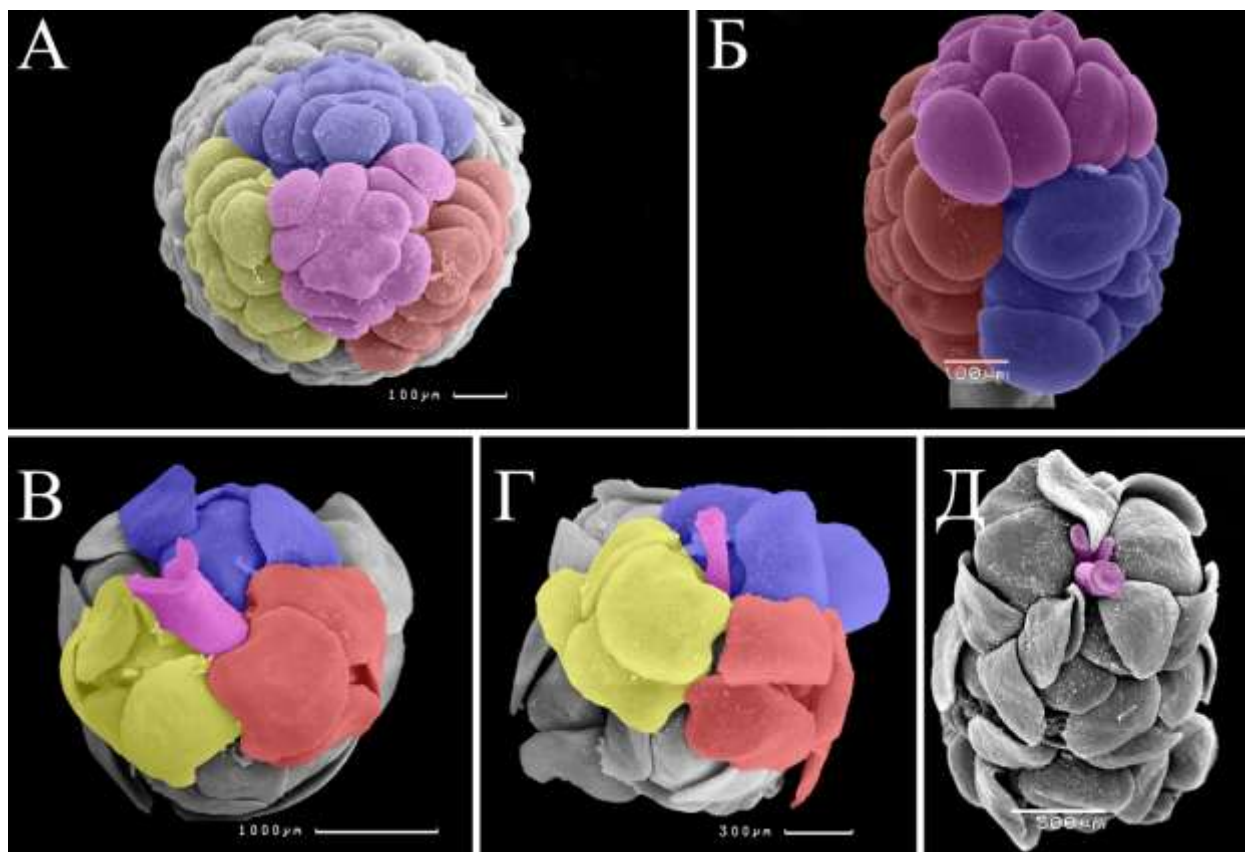


Рисунок 20. Необычные структуры на верхушках соцветий у разных видов рдестов.

А – *P. perfoliatus*. Б – *P. crispus*. В, Г – *P. praelongus*. Д – *P. alpinus*. А – развитие терминальной цветкоподобной структуры. Б – трехчленный терминальный цветок. В – листочек околоцветника в терминальном положении. Г – трубочка в терминальном положении. Д – покрашены две нитчатые и одна будущая трубчатая структуры. Условные обозначения: красным, синим и желтым выделены цветки верхней мутовки, фиолетовым – аномальные структуры.

Морфогенез соцветий *S. pectinata*. Соцветие развивается на верхушке побега и также плотно закрыто боковыми листьями, однако дополнительных соцветий в пазухах боковых листьев на этой стадии развития еще нет. Комплексные примордии будущего цветка и брактей закладываются акропетально на оси соцветия. В нижней части примордия образуется брактя, которая потом сильно увеличивается в размере. Брактеи *S. pectinata* становятся широкими и зубчатыми по краю или даже лопастными и видны на всех стадиях развития цветка и соцветия (рис. 8, Г-Е). После заложения двух последних комплексных примордиев на оси соцветия остается еще небольшой участок недифференцированной ткани (рис. 21, А). Из него на стадии формирования плодolistиков верхних цветков начинает дифференцироваться трубчатая лопастная структура (рис. 21, Б-Г). Ее форма и число лопастей варьируют от соцветия к соцветию (рис. 21, Д-Е).

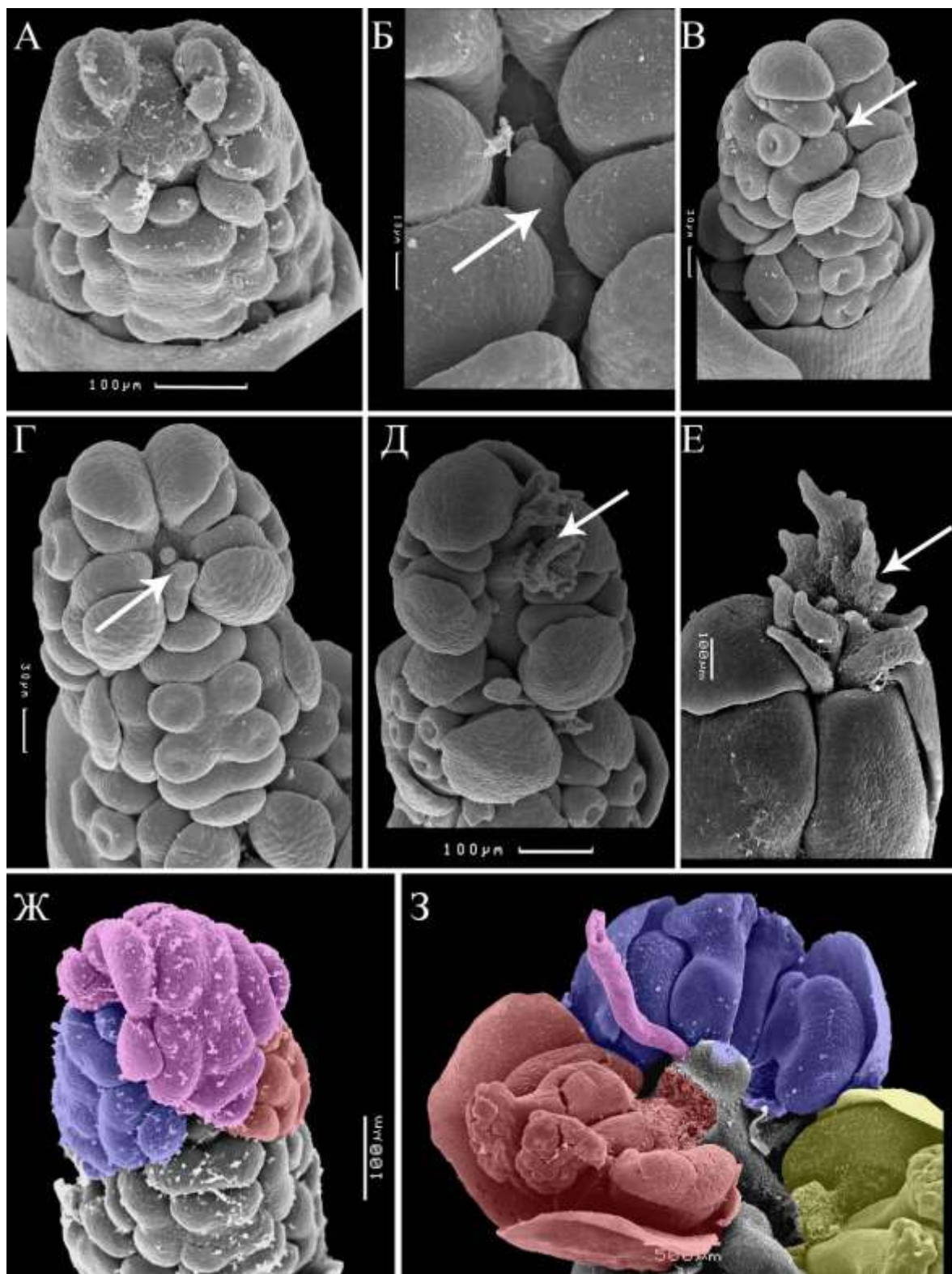


Рисунок 21. Развитие терминальных структур разной природы на верхушке соцветия *S. pectinata*.

А-Е – развитие трубчатой лопастной структуры из сросших брактей. Стрелки показывают на развивающиеся элементы трубчатой лопастной структуры на ранних стадиях или на саму структуру. Ж – развитие полимерного терминального псевдантима. З – трубочка на верхушке соцветия, часть органов у трех верхних цветков удалены. Фиолетовым обозначены аномальные структуры, красным, синим и желтым – верхние боковые цветки.

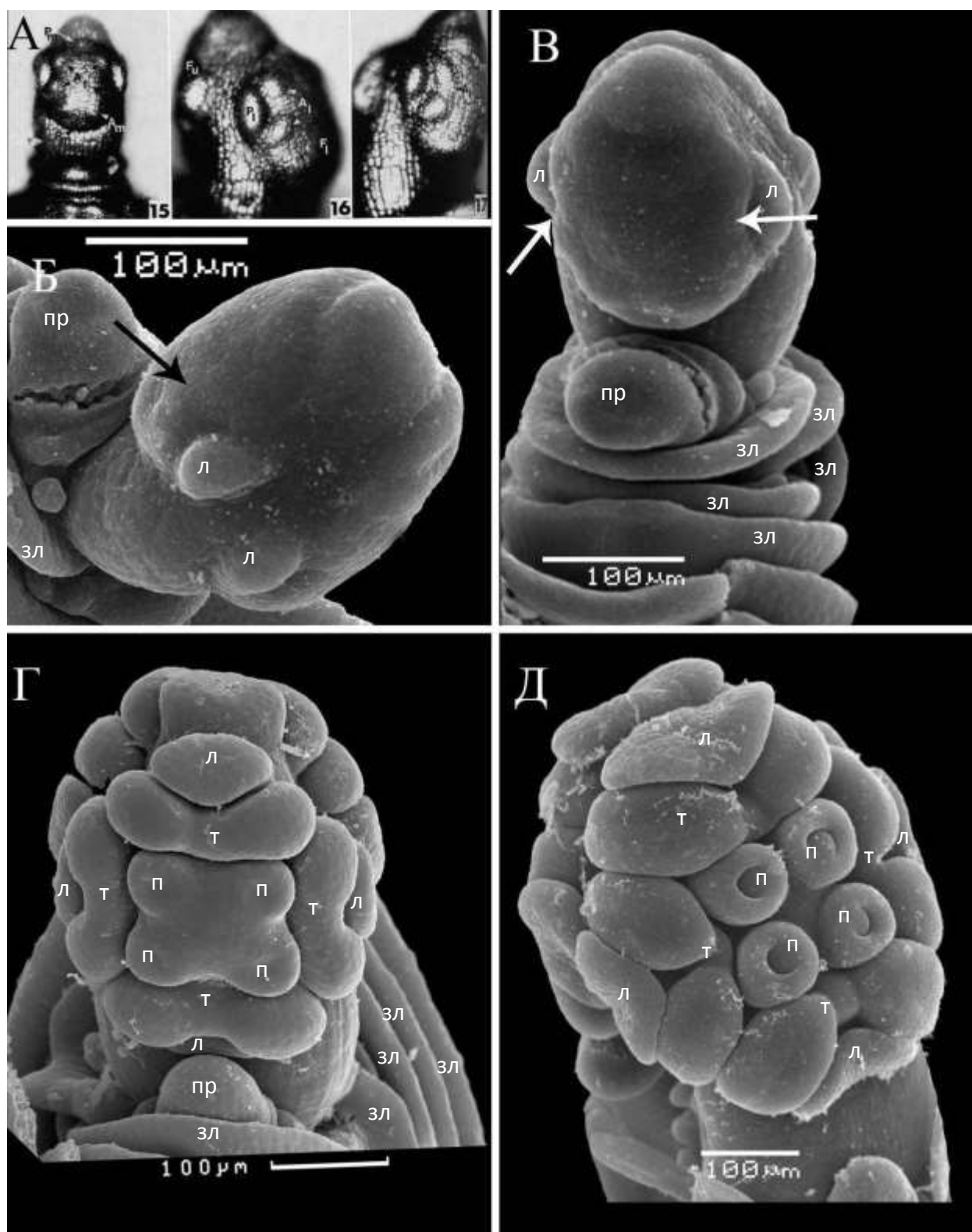


Рисунок 22. Развитие цветка и соцветия у *G. densa*.

А – микрография из работы Posluszny, Sattler (1973), где показано развитие цветка *G. densa*, которые авторы приводят при описании заложения латеральной тычинки двумя примордиями. Б-В – развитие трансверсальной тычинки одним примордием, а не двумя на одном и том же соцветии с разных ракурсов. Г-Д – более поздние стадии развития цветка и соцветия. На верхушке нет никаких терминальных структур. Условные обозначения: стрелками показаны тычинки, закладывающиеся одним примордием, пр – примордий, зл – зачаточные листья, л – листочек околоцветника, т – тычинка, п – плодolistик.

Во взрослом состоянии два верхних цветка могут практически закрывать терминальную трубчатую структуру, однако она всегда есть в соцветии типичного строения (рис. 8, Д).

После отцветания главного соцветия из пазух боковых листьев формируются дополнительные побеги с несколькими листьями, которые дают начало верхушечным соцветиям. На верхушках соцветий нетипичного строения формируются терминальные структуры (рис. 21, Ж, З), сходные со структурами, описанными у рдестов. Чаше встречаются обедненные терминальные структуры (например, рис. 21, З), хотя один раз была встречена полимерная структура в терминальном положении (рис. 21, Ж), напоминающая терминальные структуры *Ruppia*.

Морфогенез соцветия *G. densa*. Соцветие развивается на верхушке побега, ниже соцветия на побеге располагаются многочисленные зачаточные листья на разных стадиях развития. Всю эту структуру закрывают нижние хорошо развитые боковые листья. Брактей нет. На оси соцветия акропетально закладывается всегда только два цветка (рис. 22) типичного строения, нижний цветок немного опережает верхний в развитии. Еще раз отметим, что развитие цветка и латеральных тычинок такое же, как у вышеописанных видов, что демонстрирует рис. 22, Б-Г. Никаких отклонений в развитии соцветия найдено не было.

Васкулатура соцветий. Васкулатура соцветий изучена нами среди многоцветковых рдестов (секция *Potamogeton*) у *P. praelongus*, *P. perfoliatus*, *P. natans*, *P. lucens*, среди малоцветковых видов - у *P. crispus*, *P. berchtoldii*, а также у *S. pectinata* и у *G. densa*.

Potamogeton. В междоузлии оси соцветия у видов секции *Potamogeton* коллатеральные пучки собраны в кольцо. У *P. lucens* и *P. praelongus* пучков в оси соцветия может быть от 4 до 8 (рис. 23, А; рис. 25, А; рис. 26, Б). Пучки у *P. lucens* выделяли по флоэме, а не ксилеме, так как участков ксилемы может быть больше, однако во флоэмной части пучки объединены. У *P. natans* пучков в междоузлии оси соцветия 3 (рис. 26, А). Брактеи не васкуляризованы.

У *P. natans* в узле каждый из пучков делится на три, один из которых отходит в цветок, а два – вправо и влево. Ответвления соседних пучков сливаются друг с другом, так что в следующем междоузлии снова проходят три пучка, которые чередуются по радиусам с пучками предыдущего междоузлия (Ремизова, Локк, 2012). Таким образом, число пучков в кольце остается постоянным. В верхней мутовке в соцветиях, не имеющих терминальной структуры, в боковые цветки уходит по одному целому пучку (рис. 26, А).

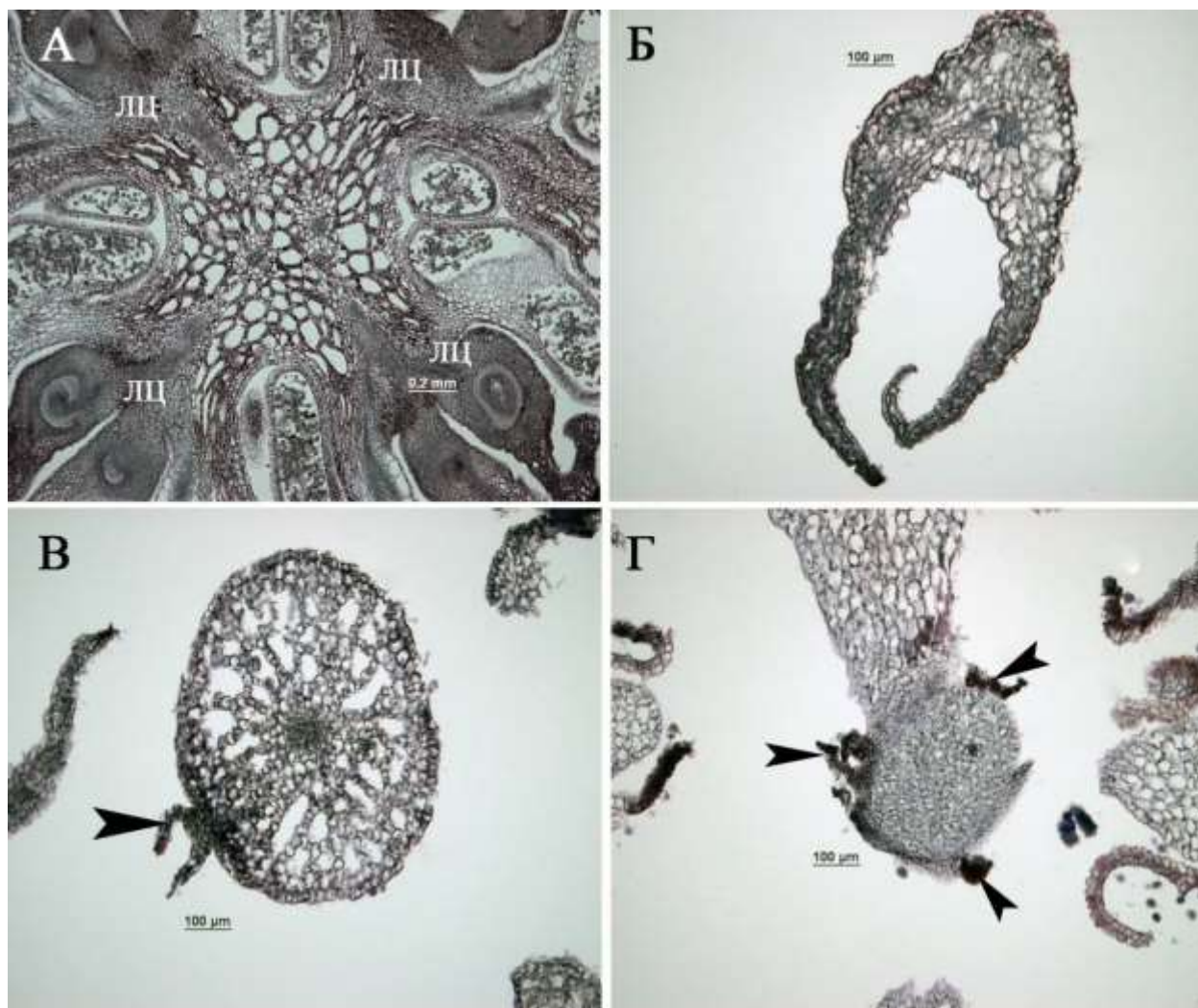


Рисунок 23. Фотографии поперечных срезов в области верхушки соцветия с постоянных препаратов.

А, Г – *P. lucens*, Б, В – *P. natans*. Черная стрелка указывает на брактеи. ЛЦ – латеральный цветок. А – поперечный срез соцветия, диаграмма верхушки которого представлена на рис. 12, В, а фотография верхушки – на рис. 10, В. На срезе видны три коллатеральных проводящих пучка в центре оси соцветия и четыре боковых веточки, уходящих в боковые цветки. Б – поперечный срез верхней части структуры, которая при предварительном рассмотрении выглядела и интерпретировалась как трубочка. В верхней части эта структура оказалась не полностью замкнутой. Диаграмма верхушки этого соцветия дана на рис. 9, В, а фотография – на рис. 11, В. В – единственная брактея у основания цветка типичного строения на верхушке соцветия, диаграмма которого представлена на рис. 9, А, а фотография на рис. 11, А. Г – три из пяти брактей у основания трубочки в соцветии, диаграмма верхушки которого представлена на рис. 12, Б, а фотография на рис. 10, Б.

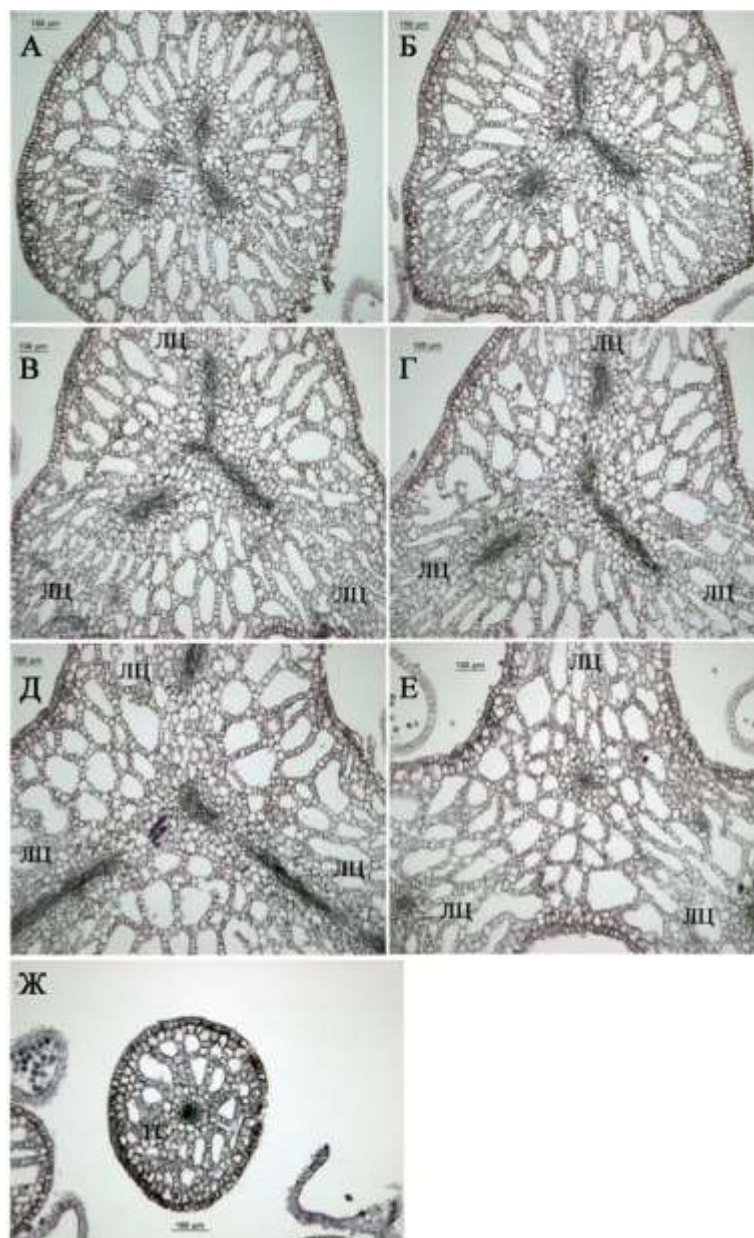


Рисунок 24. Фотографии серии поперечных срезов верхушки соцветия *P. natans* с постоянных препаратов.

Диаграмма верхушки соцветия представлена на рис. 13, Д, а фотография – на рис. 10, Д. А-Б – поперечный срез оси соцветия в области междоузлия; В-Е – поперечный срез соцветия в области отхождения четырех цветков верхней мутовки; Ж – поперечный срез нижней части терминальной структуры. А – видны четыре коллатеральных проводящих пучка, маленький пучок, видимо, образовался вследствие деления нижнего левого пучка. Б – четыре пучка в оси соцветия, видно, что верхний пучок радиально делится. В – верхний пучок радиально поделился и отделил боковую веточку, правый нижний пучок радиально делится, левый нижний пучок постепенно превращается в боковую веточку, пучки, остающиеся в оси соцветия, приближаются к ее центру. Г – все более явно уходят боковые веточки, пучки в центре начинают сливаться, правый нижний пучок продолжает делиться. Д – правый нижний пучок поделился, и от него уходит боковая веточка, в центре сливаются три пучка. Е – единый пучок, образовавшийся из трех. Ж – терминальная структура в виде трубочки без брактеей, с concentрическим пучком в центре. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок. ТС – терминальная структура.

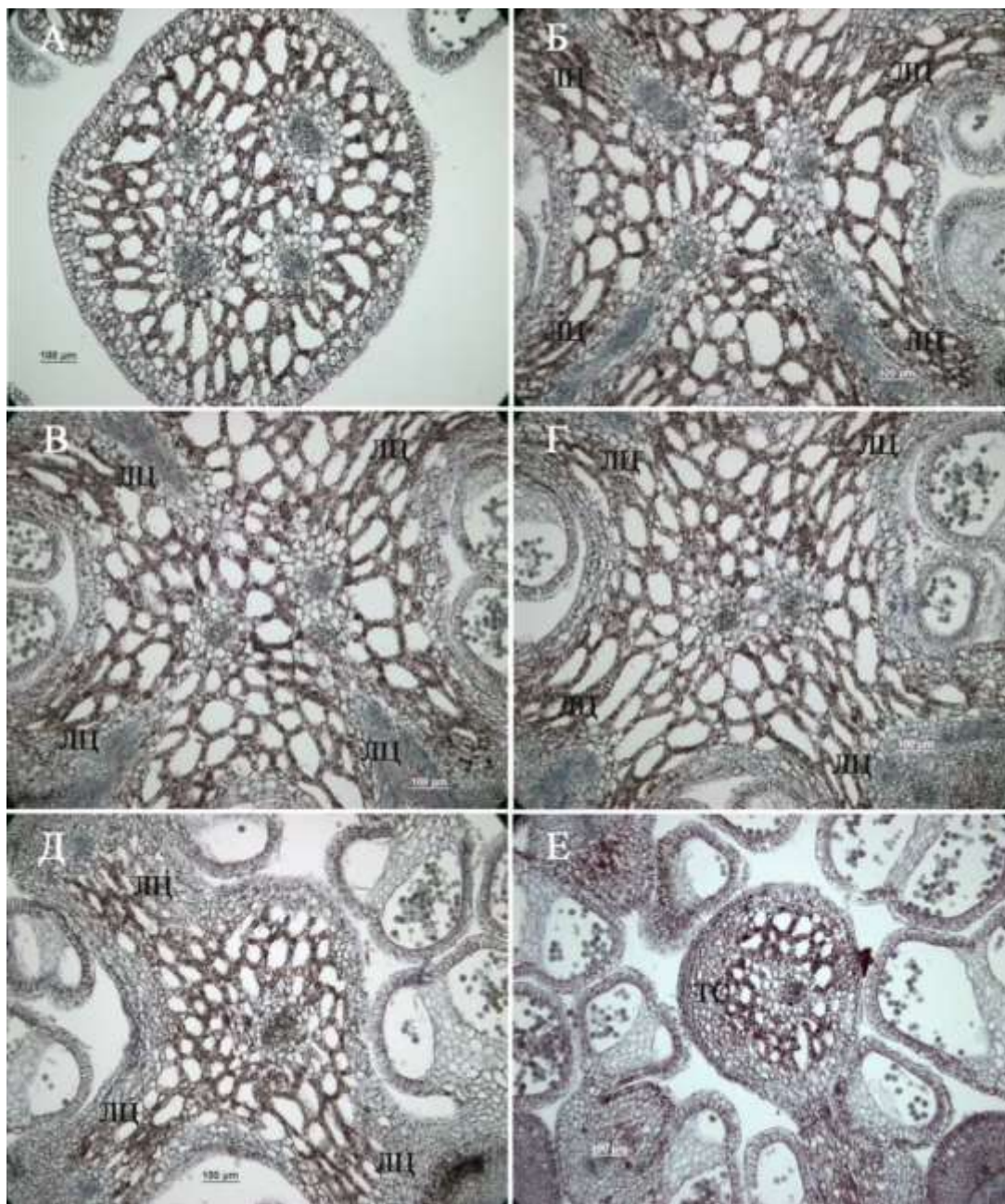


Рисунок 25. Фотографии серии поперечных срезов верхушки соцветия *P. lucens* с постоянных препаратов.

Диаграмма верхушки соцветия представлена на рис. 12, В, а фотография верхушки – на рис. 10, схема проводящей системы – на рис. 28. А – поперечный срез оси соцветия в области междоузлия; Б-Д – поперечный срез соцветия в области отхождения четырех цветков верхней мутовки; Е – поперечный срез у основания терминальной структуры. А – видны четыре коллатеральных проводящих пучка. Б – видно, что от одного пучка отделилась боковая веточка, другой находится в процессе деления, третий пока не делится, от четвертого, расположенного ниже остальных, боковая веточка уже отделилась и ушла в боковой цветок. В – в оси соцветия остается три пучка, два из которых сближаются друг с другом. Г – в оси соцветия уже только два коллатеральных пучка, один из которых образовался слиянием двух пучков. Д – два пучка сливаются. Е – единый пучок, образовавшийся из двух, иннервирующий терминальную структуру с тремя листочками околоцветника, тремя тычинками и одним плодолистиком, без брактеей. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок. ТС – терминальная структура.

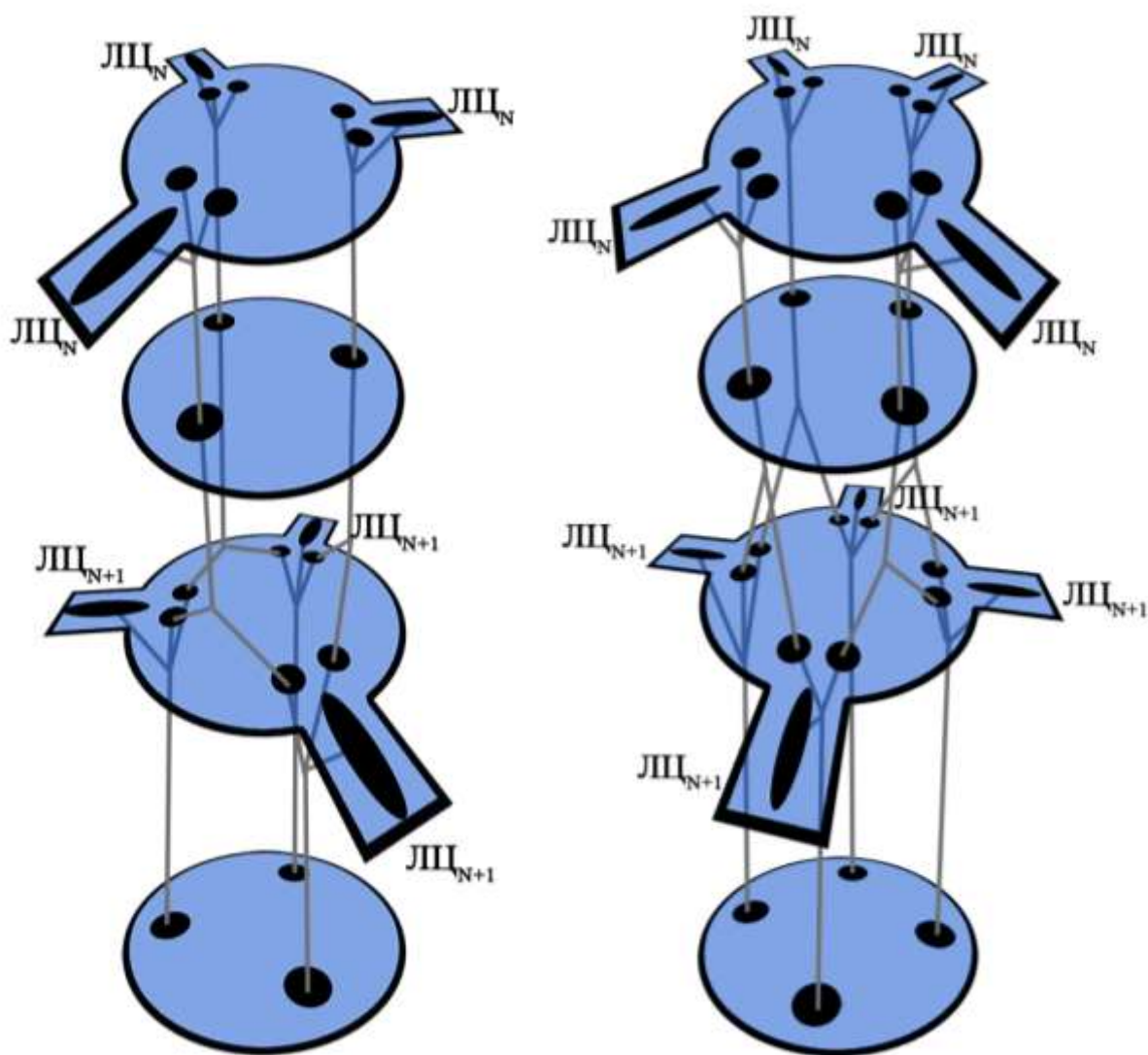


Рисунок 26. Васкулатура оси соцветия и иннервация боковых цветков, показанные в виде схем.

А – *P. natans*, Б – *P. lucens*. А – в междоузлии идет три пучка, в узле каждый из них тангентально делится на три, один из которых отходит в цветок, а два – вправо и влево. Ответвления соседних пучков сливаются друг с другом, так что в следующем междоузлии снова проходят три пучка, которые чередуются по радиусам с пучками предыдущего междоузлия. Таким образом, число пучков в кольце остается постоянным. Б – в междоузлии идет четыре пучка, в узле каждый из них тангентально делится на три, один из которых отходит в цветок, а два – вправо и влево. Однако срастание ответвлений пучков предыдущего междоузлия может происходить выше узла и на разных уровнях в разных парах пучков. В междоузлии может быть от 4 до 7 пучков. Условные обозначения: ЛЦ_N – латеральные цветки N-ой мутовки, ЛЦ_{N+1} – латеральные цветки N+1-ой мутовки.

У *P. perfoliatus* число цветков в мутовке тоже 3, однако срастание ответвлений пучков предыдущего междоузлия может происходить выше узла и на разных уровнях в разных парах пучков. Таким образом, число пучков оси соцветия на поперечном срезе междоузлия может достигать 6, а если считать еще не отошедшие пучки в боковые цветки, то 9. *P. lucens* (рис. 25, рис. 26, Б) и *P. praelongus* сходны по общему плану строения проводящей системы с *P. perfoliatus*, но цветки в мутовках по 4 (редко 5), и поэтому число пучков, идущих в оси соцветия, на поперечном срезе междоузлия может достигать 8 (10). Если пучков у *P. lucens* в оси соцветия было более 4, то к верхушке соцветия их число уменьшается и становится равным 4. В верхней мутовке в боковые цветки уходит по одному целому пучку. У *P. natans* и *P. lucens* иногда к верхушке пучки могут становиться концентрическими, а не коллатеральными. Отметим одну особенность проводящей системы *P. praelongus* в удлинённой ножке соцветия и в основании соцветия кроме крупных 5-4 пучков есть еще много маленьких периферических проводящих пучков, которые сливаются друг с другом и с крупными пучками и таким образом исчезают в нижней или средней части соцветия.

Васкулатура цветка представлена одним проводящим пучком, от которого отходят 4 пучка к каждой паре «листочек околоцветника тычинка» и 4 пучка в каждый из плодолистиков. Каждый из отошедших пучков делится на два, в первом случае каждая из частей снабжает листочек околоцветника и тычинку, а во втором случае пучок делится в основании плодолистика, образуя дорзальный и вентральный пучки плодолистика. Пучки от каждой пары «трансверзальный листочек околоцветника – тычинка» у *P. praelongus* входят почти перпендикулярно в пучок бокового цветка, в то время как у *P. perfoliatus* эти пучки и пучки от плодолистиков идут некоторое время почти параллельно друг другу и сливаются позже, приближаясь к кольцу пучков соцветия.

У малоцветковых рдестов васкулатура соцветия сильно отличается от вышеописанной (Lock et al., 2014). У *P. crispus* в оси соцветия идет 4 пучка (рис. 27, А), затем при небольшом числе цветков на оси соцветия (3-4 цветка) в соцветии эти 4 пучка практически сливаются в кольцо, от которого отходят пучки к органам боковых цветков. При большем числе цветков (6-8 цветков) 4 пучка не сливаются, при отхождении бокового цветка один из пучков соцветия многократно делится, и от него постепенно отходят пучки ко всем органам цветка (рис. 27, Б), дальше этот пучок продолжается в оси соцветия. Таким образом, впервые для *P. crispus* отмечено, что у боковых цветков нет собственного центрального пучка, можно сказать, что по васкулатуре они «сидячие».

У *P. berchtoldii* васкулатура в общих чертах похожа на таковую у *P. crispus*, но более редуцирована, так как в основании соцветия идут только два пучка.

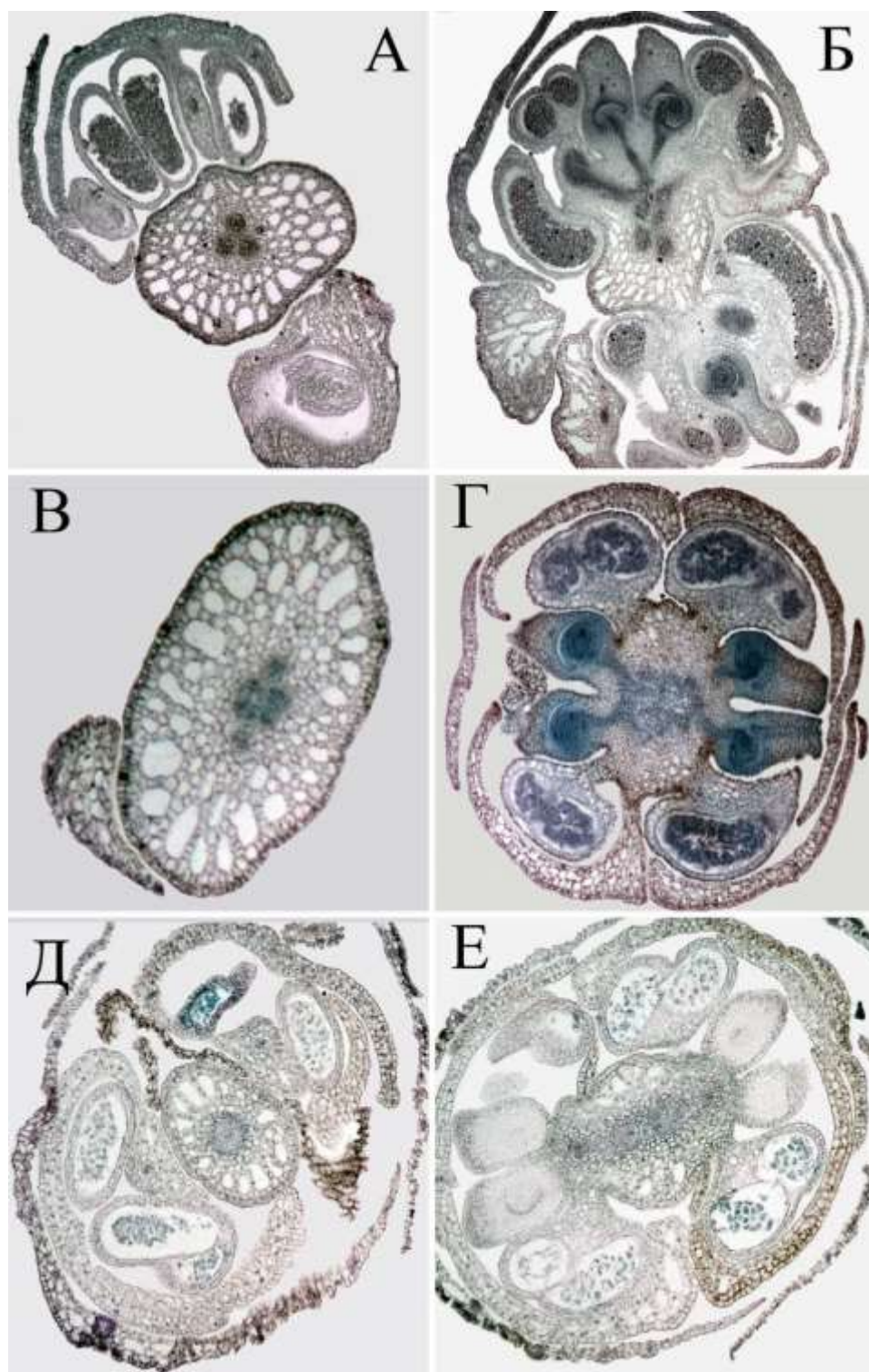


Рисунок 27. Васкулатура соцветий *P. crispus*, *G. densa*, *S. pectinata*

А – 4 пучка в междоузлии оси соцветия *P. crispus*. Б – снабжение бокового цветка 1 пучком, который практически сразу разделяется на пучки, иннервирующие различные органы цветка. В – 4 пучка в междоузлии оси соцветия *Groenlandia densa* (2 боковых начали разделяться). Г – отхождение пучков, снабжающих органы боковых цветков с двух сторон от общего кольца проводящей ткани, образованным многократным делением пучков оси соцветия. Д – концентрический проводящий пучок с ксилемной лакуной в центре в междоузлии соцветия *S. pectinata*. Е – в каждый боковой пучок отошел один пучок.

Groenlandia densa. Васкулатура *G. densa* очень сходна с васкулатурой *P. crispus* (Lock et al., 2014). В основании соцветия идут четыре пучка (рис. 27, В), которые затем делятся и образуют кольцо, от которого отходят пучки к органам двух боковых цветков практически на одном уровне (рис. 27, Г). Таким образом, и в данном случае мы наблюдаем «сидячие» по васкулатуре цветки.

Stuckenia pectinata. В основании оси соцветия идет один concentрический проводящий пучок с ксилемной лакуной в центре (рис. 27, Д; Lock et al., 2014). Ближе к отхождению нижних боковых цветков в центре пучка появляется один или пара элементов ксилемы. Цветки на оси располагаются практически супротивно, поэтому элементы ксилемы начинают разделяться в направлении отхождения боковых цветков. В каждый из цветков уходит по одному пучку (рис. 27, Е), от которого затем ответвляются пучки, идущие в органы цветка. Еще раз отметим, что терминальная трубчатая структура не васкуляризована. Пучок оси соцветия постепенно переходит в пучок самого верхнего цветка или терминальной цветкоподобной структуры.

Васкулатура соцветий аномального строения. Васкулатура верхушек соцветий, имеющих терминальную структуру, была подробно изучена на двух видах *P. lucens* и *P. natans*, так как у них четко прослеживается деление пучков в оси соцветия и их число достаточно для того, чтобы заметить разницу в снабжении терминальных структур и боковых цветков, при ее наличии.

1. Соцветие *P. lucens* с терминальной структурой, представленной обедненной обоеполой структурой ($P_3A_3G_1$) без брактеей (рис. 28, Б). В междоузлии оси соцветия к узлу с верхней мутовкой из четырех латеральных цветков подходят четыре проводящих пучка: три из них радиально (!) разделяются на два и дают боковые веточки, уходящие в цветки, один полностью уходит в боковой цветок. Таким образом, в терминальную структуру, объединяясь, входят только производные трех пучков (рис. 25; рис. 28, А).

Похожим образом устроена и васкулатура *P. natans* с трубчатой структурой без брактеей на верхушке соцветия (рис. 25).

2. Соцветие *P. lucens* заканчивается полимерной терминальной структурой ($P_8A_6G_6$: из 6 плодолистиков один стерильный) с двумя брактеей (рис. 29, Б). В междоузлии оси соцветия к узлу с верхней мутовкой из четырех латеральных цветков подходят четыре проводящих пучка они радиально разделяются на два и дают боковые веточки. В оси соцветия остаются четыре пучка, которые входят в полимерную терминальную структуру (рис. 29, А).

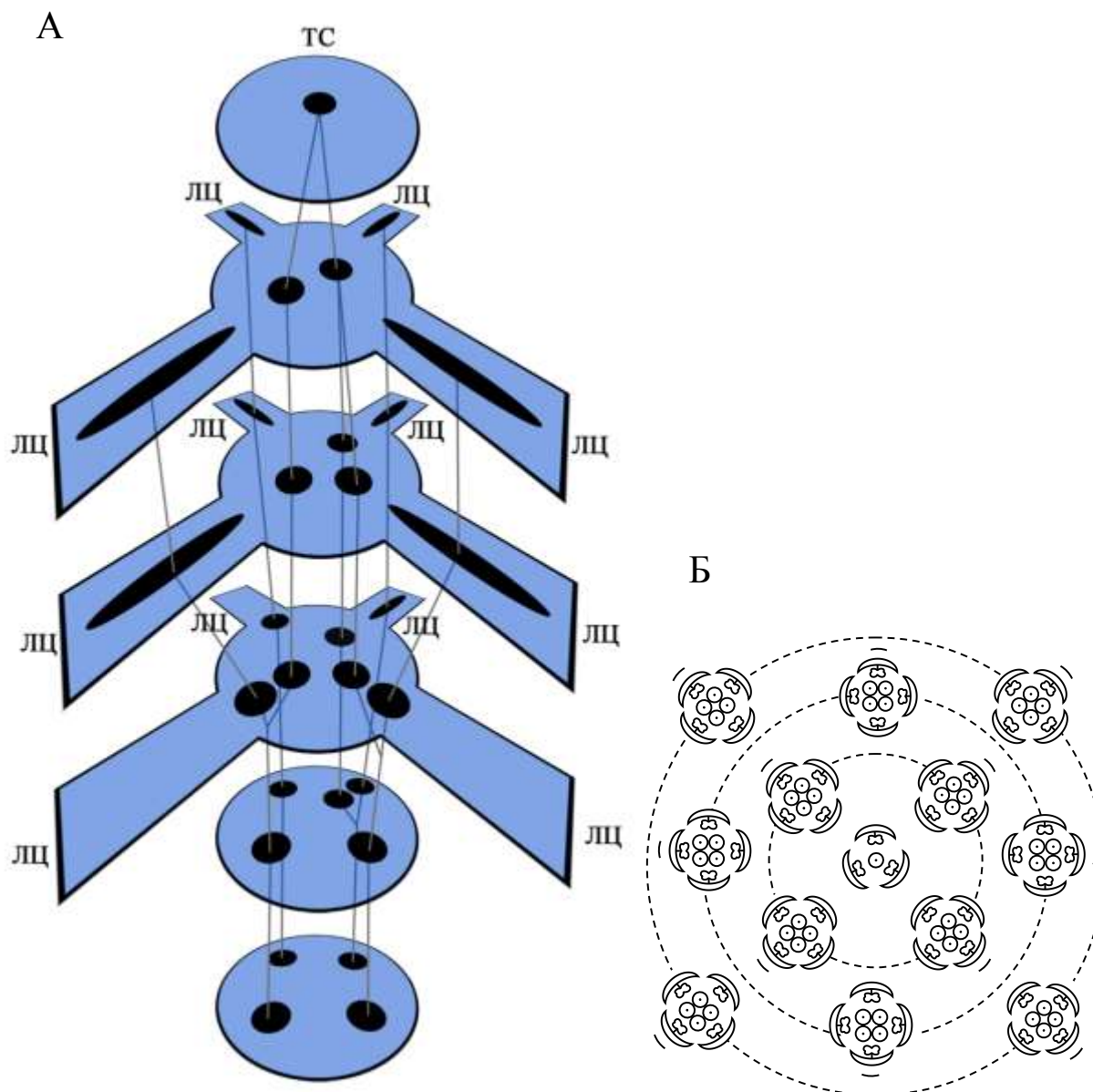
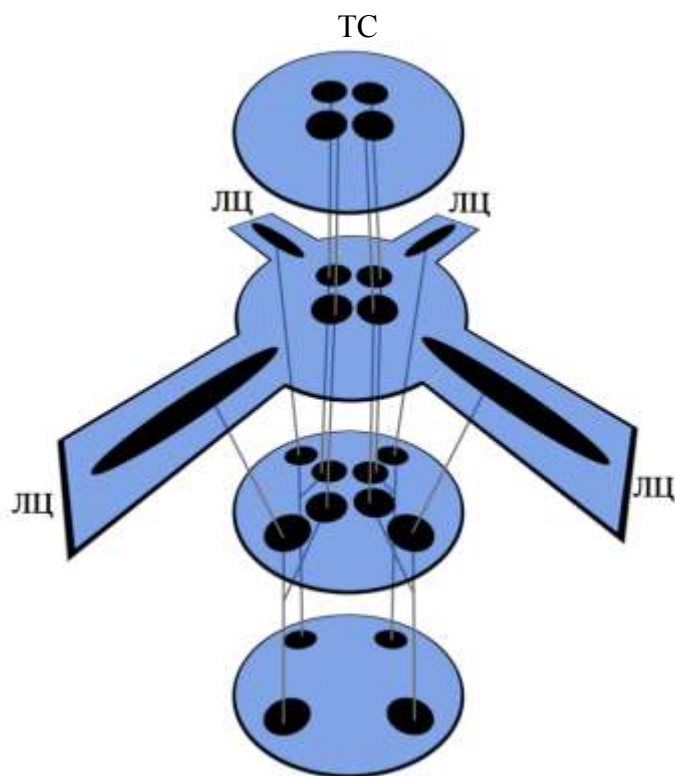


Рисунок 28. Схема проводящей системы верхушки соцветия и диаграмма того же соцветия *P. lucens*.

А – схема проводящей системы, на которой видно, что четыре пучка в междоузлии подходят к верхней мутовке из четырех боковых цветков, три из них радиально делятся и дают боковую веточку, а четвертый, не делясь, уходит в боковой цветок. В терминальную структуру, объединяясь, входят только производные трех пучков. Б – диаграмма верхушки того же соцветия с терминальной структурой, представленной тремя листочками околоцветника, тремя тычинками и одним плодолистиком; брактеей нет. Фотография внешнего вида верхушки соцветия представлена на рис. 10, В, а фотографии серии поперечных срезов – на рис. 25. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок, ТС – терминальная структура.

А



Б

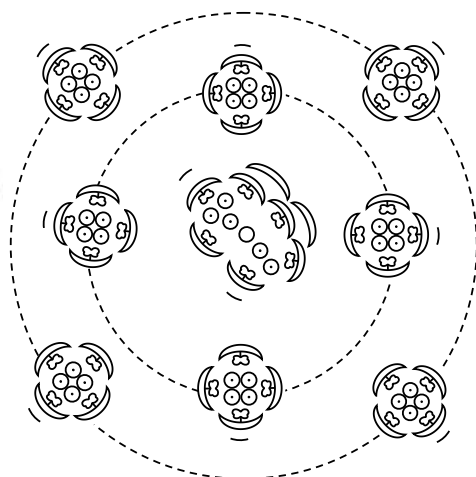
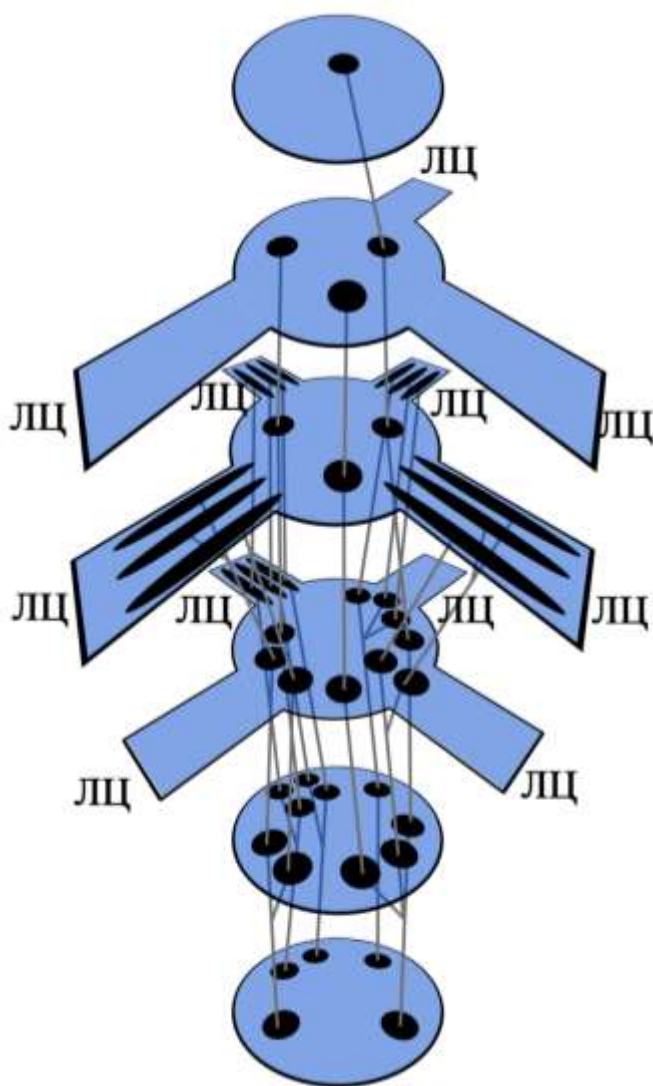


Рисунок 29. Схема проводящей системы верхушки соцветия и диаграмма верхушки того же соцветия *P. lucens*.

А – схема проводящей системы, на которой видно, что четыре пучка подходят к верхней мутовке из четырех латеральных цветков, радиально делятся и дают боковые веточки, уходящие в латеральные цветки. Четыре пучка входят в полимерную терминальную структуру. Б - диаграмма верхушки соцветия, на которой видно, что полимерная терминальная структура состоит из восьми листочков околоцветка, шести тычинок и пяти фертильных и одного стерильного плодолистика и имеет две брактей. Фотография внешнего вида верхушки соцветия представлена на рис. 10, Г. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок, ТС – терминальная структура.

А



Б

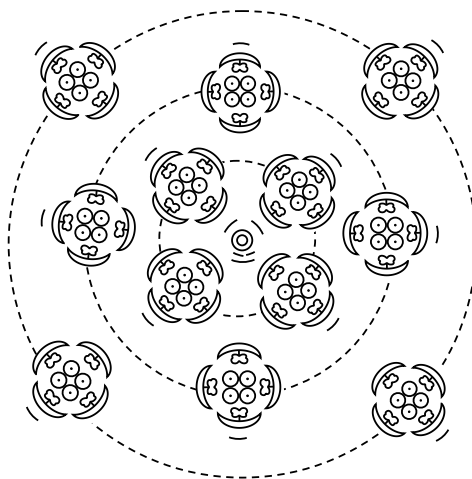


Рисунок 30. Схема проводящей системы верхушки соцветия и диаграмма верхушки того же соцветия *P. lucens*.

А – схема проводящей системы, на которой видно, что пять проводящих пучков подходят к верхней мутовке из четырех латеральных цветков (один из боковых цветков располагается чуть ниже остальных), далее они начинают тангентально разделяться и перераспределяться, в итоге всех этих процессов в каждый боковой цветок уходит по три пучка, и в оси соцветия остается три пучка. Два из оставшихся пучков слепо заканчиваются в тканях оси соцветия, и только один пучок входит в трубочку. Таким образом, трубчатая структура занимает псевдотерминальное положение. Б – диаграмма верхушки соцветия: в терминальном положении находится трубчатая структура с пятью брактями, одна из брактеей располагается ниже другой. Фотография внешнего вида верхушки соцветия представлена на рис. 10, Б. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок.

3. Соцветие *P. lucens* заканчивается терминальной структурой, представленной трубочкой, окруженной пятью брактями, одна из брактей располагается под двумя другими (рис. 23, Г; рис. 30, Б). В междоузлии оси соцветия к узлу с верхней мутовкой из четырех латеральных цветков подходят пять проводящих пучков (один из боковых цветков располагается чуть ниже остальных), далее они начинают тангентально разделяться и перераспределяться, в итоге всех этих процессов в каждый боковой цветок уходит по три пучка, и в оси соцветия остается три пучка. Два из оставшихся пучков слепо заканчиваются в тканях оси соцветия, и только один пучок входит в трубочку (рис. 23, А).

4. Соцветие *P. natans* заканчивается мутовкой из обедненного мужского цветка с одной брактеей и трубочки без брактей (рис. 31, Б). Три проводящих пучка подходят ко второй мутовке сверху из трех цветков, два из них радиально разделяются на два и дают боковые веточки, один, не делясь, уходит в боковой цветок. В оси соцветия к верхней мутовке подходит два пучка: один из них разделяется на два тяжа. Один тяж входит в трубочку, а другой вместе с не поделившимся проводящим пучком – в обедненный мужской цветок (рис. 31, А).

5. Соцветие *P. natans* заканчивается терминальной структурой ($P_4A_4G_1$) с одной брактеей (рис. 32, Б). Три проводящих пучка подходят к верхней мутовке, каждый из них радиально разделяется на два и дает боковую веточку, три пучка остаются в оси соцветия и входят в терминальный цветок (рис. 32, А).

6. Соцветие *P. natans* заканчивается мутовкой с обедненными элементами, представленными двумя листочками околоцветника и трубочкой, каждый сидит в пазухе одной брактей (рис. 33, Б). Ко второй сверху мутовке из трех цветков подходят три пучка, один из которых разделяется на два тяжа. Один из этих тяжей и два других пучка радиально разделяются на два и дают боковые веточки, другой, не делясь, идет вверх. Пучок, расположенный напротив него, тангентально делится на два, и каждый из образовавшихся тяжей прикрепляется к соседнему пучку, таким образом, число пучков в оси соцветия становится равным трем. Не поделившийся пучок входит в трубочку, а каждый из двух других пучков, образованных в процессе слияния, иннервирует листочек околоцветника (рис. 33, А).

Всего на серийных микротомных срезах изучено 11 соцветий у *P. lucens*, 8 – у *P. natans*, 4 – *P. praelongus*, 3 – *P. perfoliatus*, 5 – у *P. crispus*, 3 – *P. berchtoldii*, а также 9 – у *S. pectinata* и 2 – у *G. densa*.

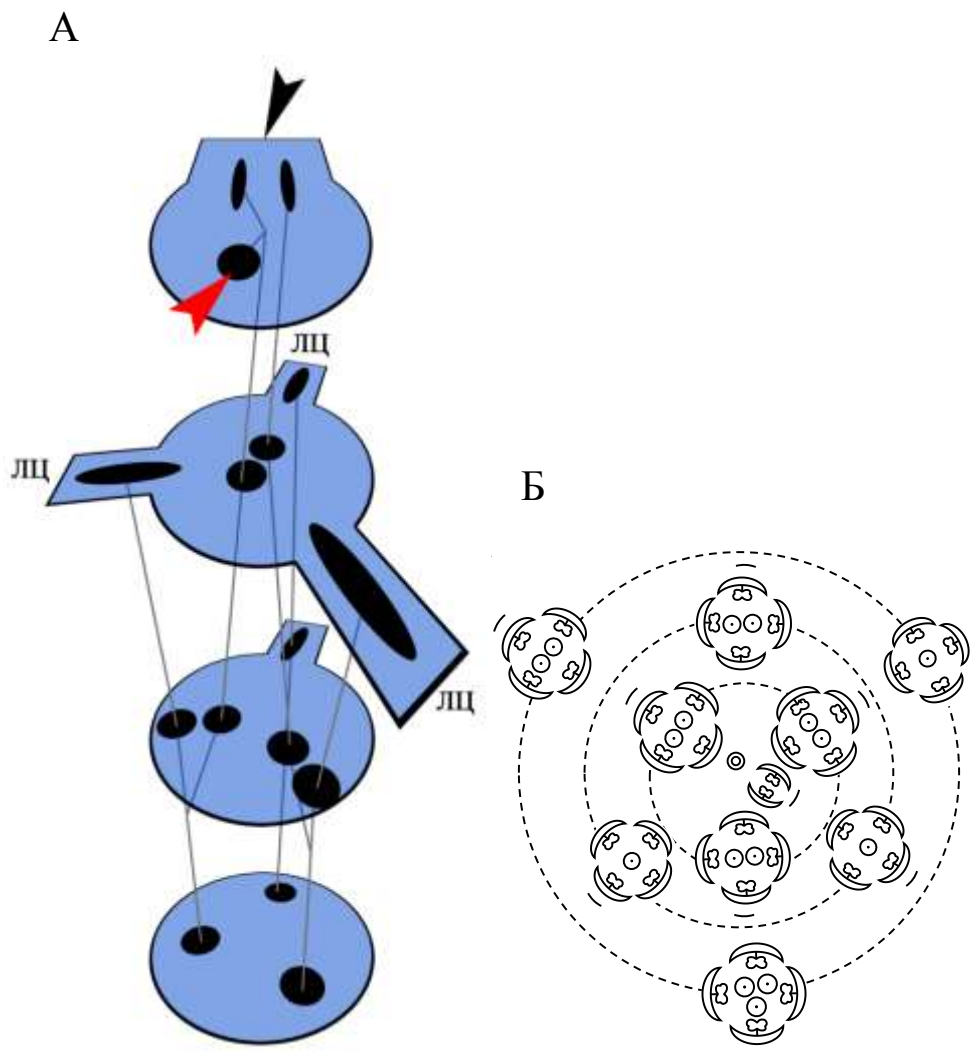
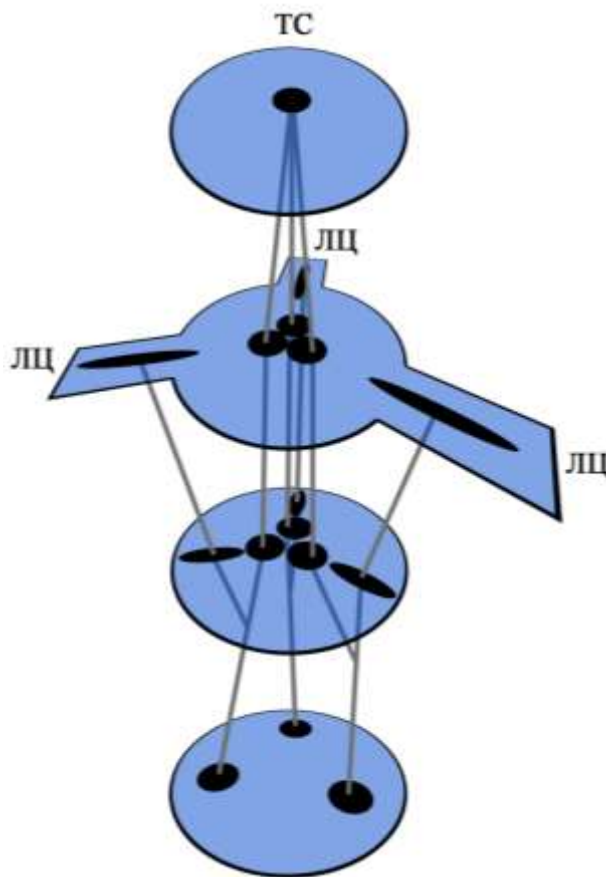


Рисунок 31. Схема проводящей системы верхушки соцветия и диаграмма верхушки того же соцветия *P. natans*.

А – схема проводящей системы, на которой видно, что три проводящих пучка подходят ко второй мутовке сверху из трех цветков, два из них радиально разделяются на два и дают боковые веточки, один, не делясь, уходит в боковой цветок. В оси соцветия к верхней мутовке подходит два пучка: один из них разделяется на два тяжа. Один тяж входит в трубочку (красная стрелка), а другой вместе с не поделившимся проводящим пучком – в обедненный мужской цветок (черная стрелка). Б – диаграмма верхушки соцветия: в состав последней мутовки входит обедненный мужской цветок с одной брактей и трубочка без брактей. Фотография внешнего вида верхушки соцветия представлена на рис. 11, В. Условные обозначени: ЛЦ – латеральный цветок.

А



Б

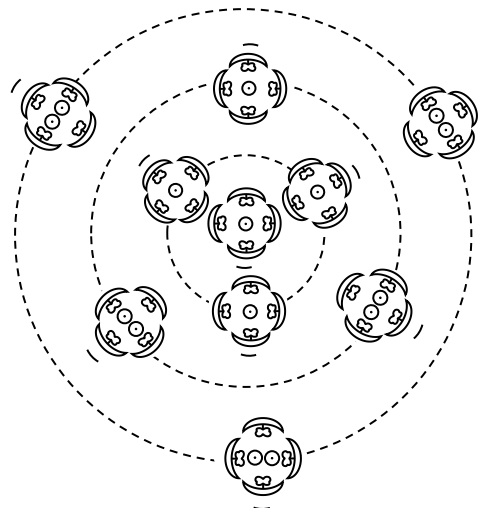
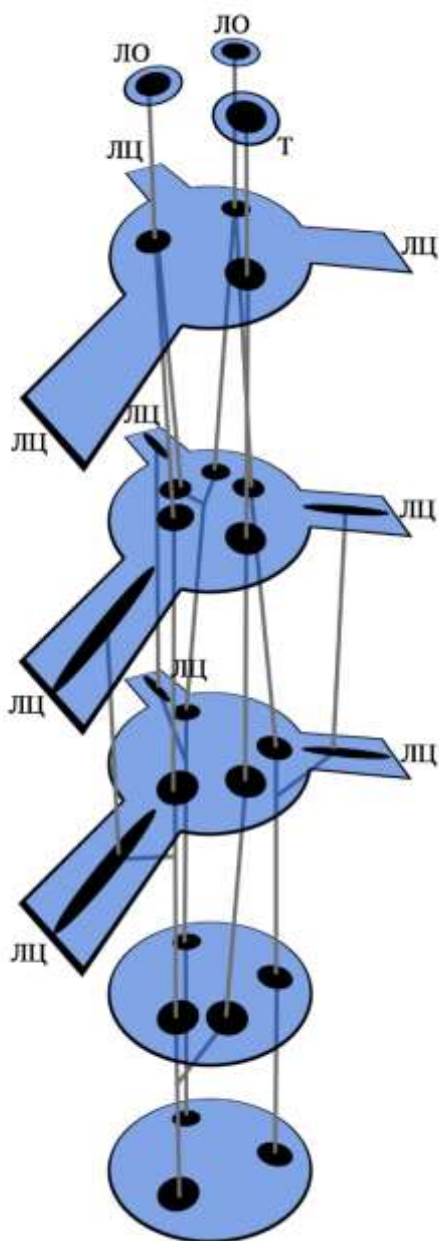


Рисунок 32. Схема проводящей системы верхушки соцветия и диаграмма верхушки того же соцветия *P. natans*.

А — схема проводящей системы, на которой видно, что три проводящих пучка подходят к верхней мутовке, каждый из них радиально разделяется на два и дает боковую веточку, три пучка остаются в оси соцветия и входят в терминальный цветок. Б — диаграмма верхушки соцветия: в терминальном положении находится структура с четырьмя листочками околоцветника, четырьмя тычинками и одним плодолистиком. Фотография внешнего вида верхушки соцветия представлена на рис. 11, А. Условные обозначения: ЛЦ — латеральный цветок, ТС — терминальная структура.

А



Б

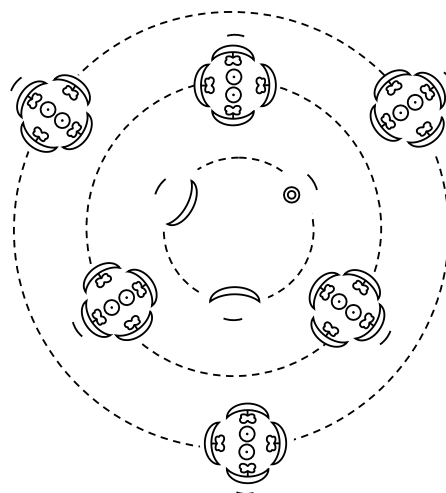


Рисунок 33. Схема проводящей системы верхушки соцветия и диаграмма верхушки того же соцветия *P. natans*.

А – схема проводящей системы, на которой видно, что ко второй сверху мутовке из трех цветков подходят три пучка, один из которых разделяется на два тяжа. Один из этих тяжей и два других пучка радиально разделяются на два и дают боковые веточки, другой, не делясь, идет вверх. Пучок, расположенный напротив него, тангентально делится на два, и каждый из образовавшихся тяжей прикрепляется к соседнему пучку; таким образом, число пучков в оси соцветия становится равным трем. Не поделившийся пучок входит в трубочку, а каждый из двух других пучков, образованных в процессе слияния, иннервирует листочек околоцветника. Б – диаграмма верхушки соцветия: в состав последней мутовки входит два листочка околоцветника и трубочка, каждая структура сидит в пазухе брактей. Фотография внешнего вида верхушки соцветия представлена на рис. 10, А. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок, ЛО – листочек околоцветника, Т – трубочка.

Раздел 3.2. *Triglochin*

Морфология соцветий. Соцветие представляет собой густую многоцветковую кисть. Брактеи отсутствуют. У *T. palustris* соцветие всегда заканчивается терминальным цветком. У *T. maritima* в большинстве случаев развит терминальный цветок (табл. 8), однако иногда кисть бывает открытой, либо на ее верхушке расположена полимерная (рис. 34, Г-З) или обедненная (рис. 34, В) терминальная структура или 2-4 сильно сближенных цветка, среди которых невозможно по внешним признакам выделить один терминальный (рис. 34, И). Цветок в типичном случае тримерный: три листочка околоцветника во внешнем круге с приросшими к их основаниям тремя тычинками наружного круга, три листочка околоцветника внутреннего круга с приросшими к их основаниям тычинками внутреннего круга, 6 сросшихся плодолистиков в двух кругах: у *T. maritima* все плодолистики фертильные (рис. 34, Б), у *T. palustris* плодолистики внешнего круга стерильны, а внутреннего круга фертильны (рис. 34, А).

В терминальных структурах *T. maritima*, по нашим данным, может быть, как меньшее (5 листочков околоцветника в нарушенных кругах, 5 тычинок и 5 плодолистиков - рис. 34, В), так и большее число органов (например, 10 листочков околоцветника в двух кругах, 10 тычинок, 14 плодолистиков - рис. 34, В; Lock et al., 2010), чем в нормальном цветке. Плодолистики могут быть не в кругах, а в двух протяженных рядах или быть собраны в две группы, соединенные между собой одним рядом плодолистиков (рис. 34, З). Терминальные структуры очень разнообразны, некоторые из их диаграмм представлены на рис. 34.

В составе терминальных структур *T. maritima* иногда встречаются необычные органы, такие как тычинки с большим числом микроспорангиев (до 7) (рис. 37, Г), недоразвитые тычинки (рис. 34, Г), нитчатые и трубчатые структуры (рис. 34, И; рис. 36, В; Lock et al., 2010), промежуточная форма между листочком околоцветника и тычинкой (рис. 37, Е). Встречается также конгенитальное срастание листочков околоцветника, так как в листочке околоцветника может быть не 1 проводящий пучок, а больше (например, 4 при срастании четырех листочков околоцветника). Число тычинок, ассоциированных с такими «составными» листочками околоцветника, меньше или равно числу жилок в листочке околоцветника. Наряду с такими «составными» листочками околоцветника (если они присутствуют) в состав полимерной терминальной структуры входят и нормальные листочки околоцветника с одной жилкой.

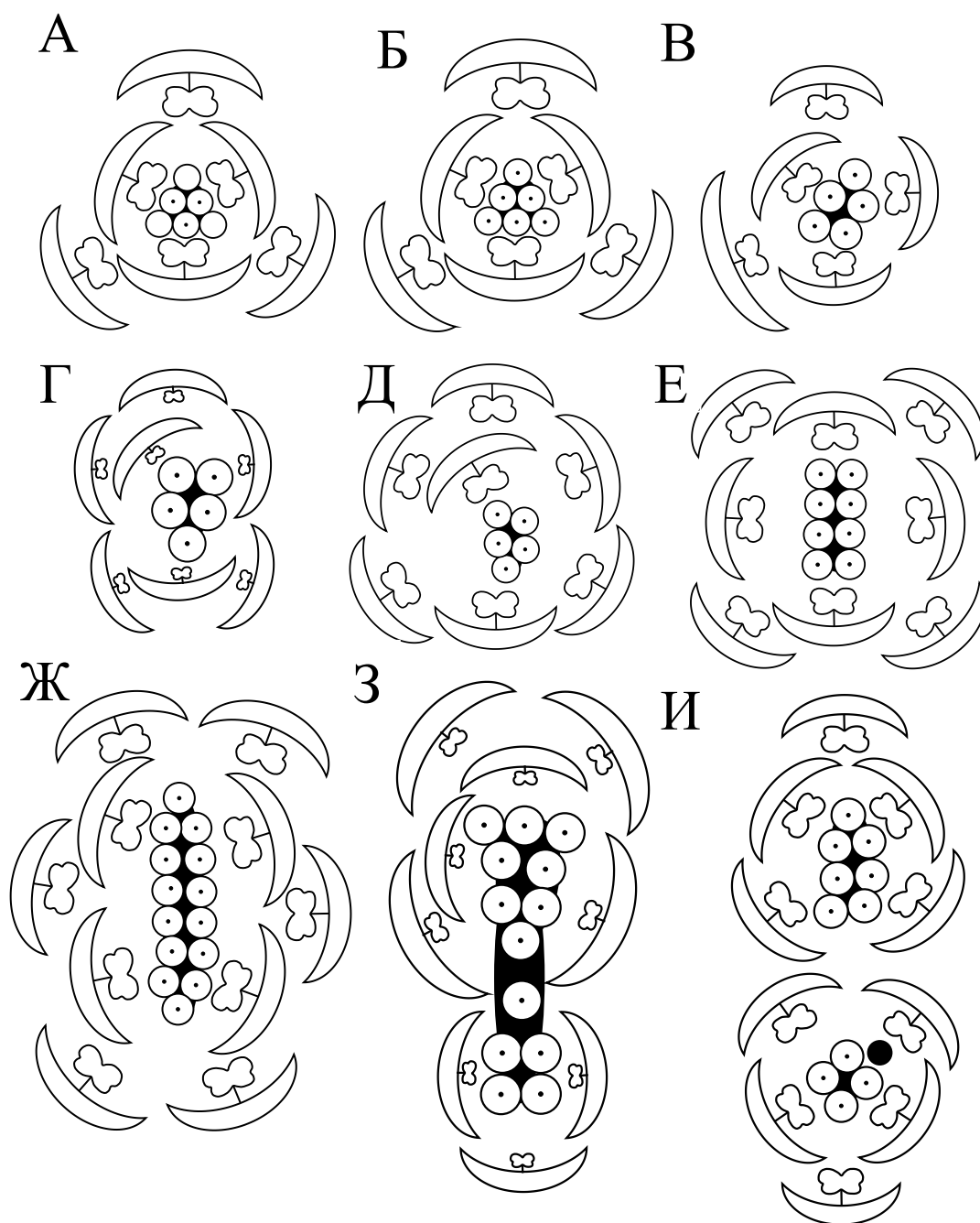


Рисунок 34. Диаграммы структур, встречающихся на верхушке соцветия триостренника.

А – *T. palustris*, Б-И – *T. maritima*. Условные обозначения: $\odot$ – фертильный плодolistик, $\bigcirc$ – стерильный плодolistик, $\bigcirc \bigcirc \bigcirc$ – группа конгенитально сросшихся плодolistиков, $\frown$ – листочек околоцветника с тычинкой, $\frown$ – листочек околоцветника с недоразвитой тычинкой, $\bullet$ – нитчатая структура. А – нормальный терминальный цветок у *T. palustris*, Б – нормальный терминальный цветок у *T. maritima*, В-И – различные необычные структуры, встреченные на верхушках соцветий у *T. maritima*.

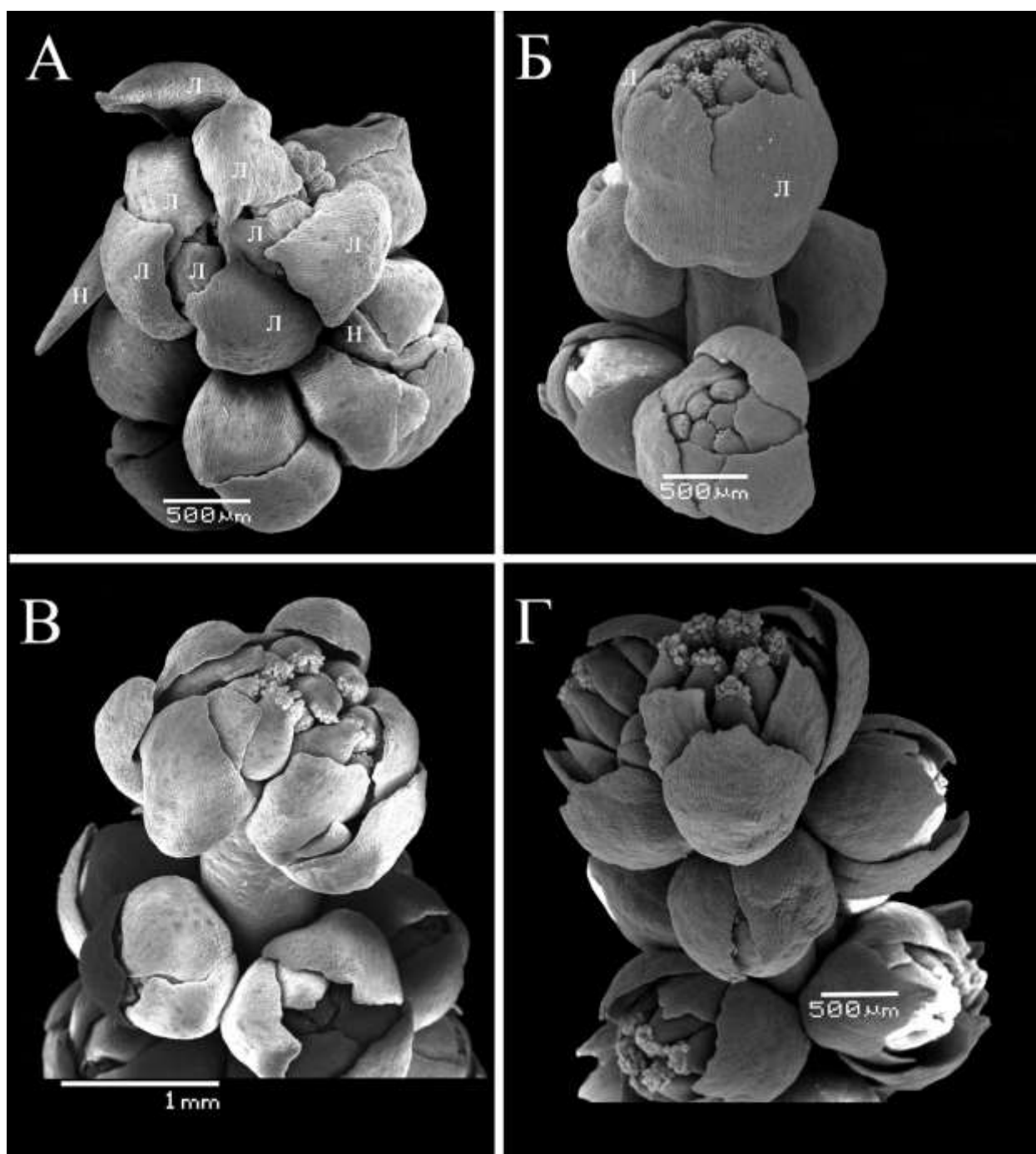


Рисунок 35. Развитие терминальных структур на вершшке соцветий *T. Maritima*

А – полимерная терминальная структура в состав, которой входят ниточки. Терминальная структура так и боковые цветки находятся на стадии закрытых бутонов. Б – терминальный цветок, у которого срослись несколько листочков околоцветника. Видно, что терминальный цветок на более поздней стадии развития (хорошо сформированы рыльцевые папиллы), чем смотрящий на нас боковой цветок (самое начало формирования рыльцевых папилл). В – сильно полимерная терминальная структура. Г – терминальная структура, представленная двумя тесно сближенными цветками. Видно, что оба цветка по своему развитию опережают боковые цветки. Условные обозначения: л – листочек околоцветника, н – нитчатая структура.

Морфогенез соцветий. Цветки на соцветии закладываются акропетально. Терминальный цветок или полимерная терминальная структура, как и боковые цветки имеет стадию закрытого бутона (рис. 35, А). В ходе развития бутон терминального цветка открывается раньше, чем нескольких верхних боковых цветков (рис. 35, Б). При наличии на верхушке полимерной терминальной структуры (рис. 35, В) или 2-3 тесно сближенных цветков (рис. 35, Г), они ведут себя как терминальный цветок, то есть так же обгоняют нижележащие боковые цветки в развитии.

Васкулатура соцветий. Васкулатура оси соцветия триостренника представлена кольцом из нескольких (их число варьирует от 5 до 14) коллатеральных пучков: 5-7 характерно для *T. palustris* (рис. 36, А) и 9-14 – для *T. maritima* (рис. 36, Б, рис. 37, В). Пучки, входящие в кольцо, могут анастомозировать на каких-то уровнях или разделяться на несколько пучков. Иногда на протяжении оси соцветия ксилема в каком-либо пучке исчезает, и пучок становится полностью флоэмным, однако иногда далее ксилема может вновь возникать в таком пучке. В последнем случае обычно по ходу оси соцветия этот флоэмный пучок в итоге присоединяется к пучку, в котором есть ксилема. Таким образом, для триостренника обычны периодические соединения пучков флоэмными частями. Есть два варианта отхождения боковой веточки, идущей в боковой цветок, от оси соцветия (Ремизова, Локк, 2012). Первый вариант: один из пучков оси соцветия тангентально делится на два, один из которых в дальнейшем отходит в цветок, а другой остается пучком оси соцветия (рис. 36, А, Б; рис. 38); второй вариант: когда вышеописанным способом делится не один пучок оси соцветия, а два; таким образом, боковой цветок иннервируют два пучка (рис. 41, А). Для *T. palustris* характерен первый вариант (рис. 36, А; рис. 38). Оба варианта могут встречаться в одном соцветии *T. maritima*, хотя чаще встречается второй (Ремизова, Локк, 2012). Следует отметить, что обычно при приближении к верхушке соцветия пучки начинают, не ветвясь, отходить в боковые цветки (рис. 39, А; рис. 41, А) или же при реализации второго варианта два пучка оси соцветия могут, не делясь, уходить в боковой цветок. Таким образом, число пучков в кольце уменьшается к верхушке.

Васкулатура верхней части соцветия варьирует в связи с ее морфологическим строением (Lock, 2010). Однако вне зависимости от числа пучков, идущих в терминальную структуру или цветок, эти пучки образуют кольцо, от которого уже отходят тяжи к листочкам околоцветника, тычинкам и плодолистикам (рис. 37, Д).

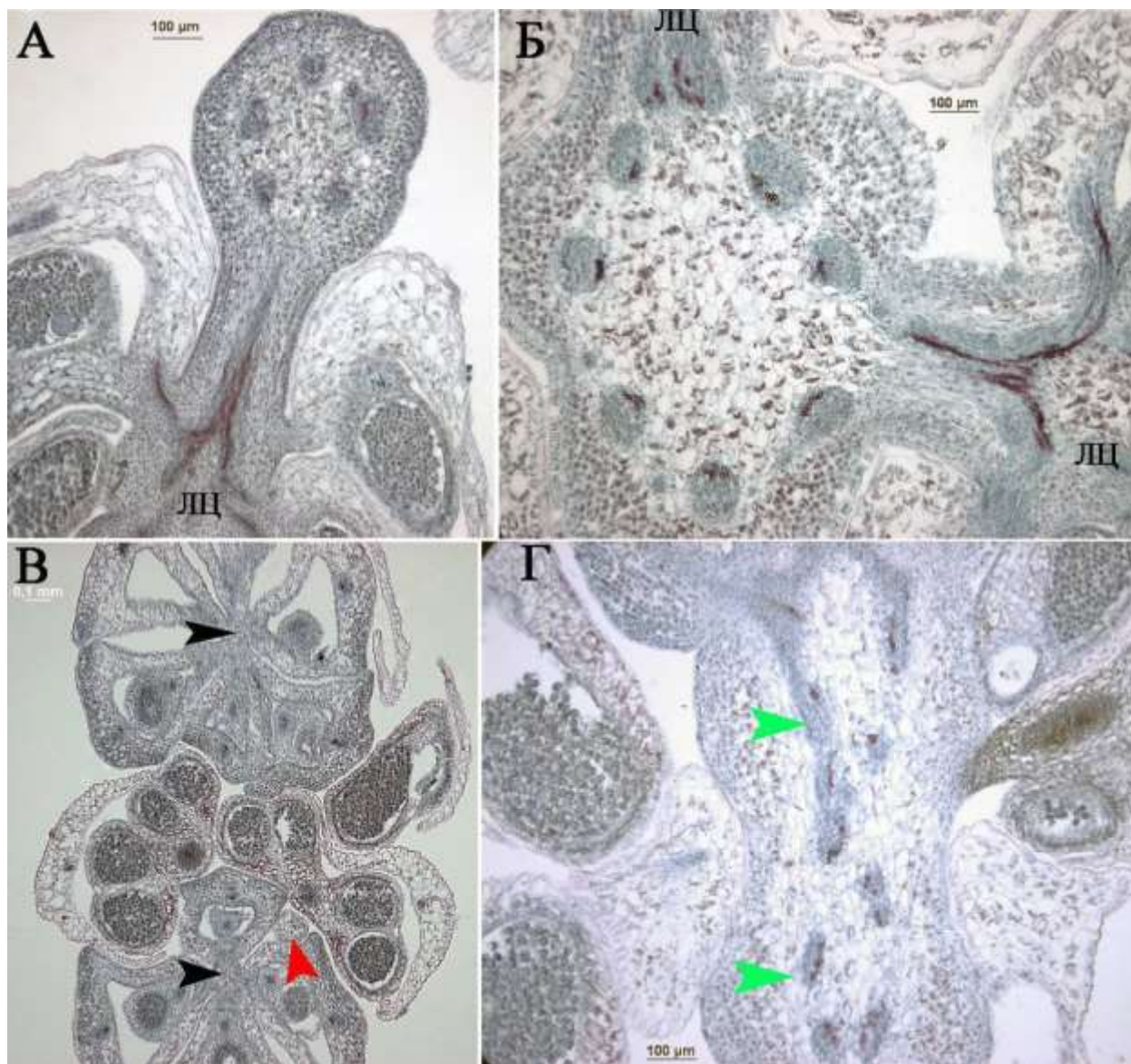


Рисунок 36. Фотографии поперечных срезов верхушек соцветий *Triglochin*.

А – *T. palustris*, Б-Г – *T. maritima*. А – поперечный срез оси соцветия в месте отхождения бокового цветка. Видно пять коллатеральных проводящих пучков и боковая веточка. Б – поперечный срез оси соцветия в месте отхождения бокового цветка. Видно семь коллатеральных проводящих пучков в центре (один пучок постепенно становится боковой веточкой) и одна боковая веточка. В – поперечный срез двойной терминальной структуры, видны два центра плодолистиков, между которыми располагаются тычинки с листочками околоцветника, заметна также невакуляризованная нитчатая структура. Г – поперечный срез у основания двойной терминальной структуры, видны пучки, которые формируют два полукольца, от каждого из которых будут отходить тяжи к органам одной из терминальных структур. Условные обозначения черными стрелками показаны два центра плодолистиков на верхушке соцветия; красная стрелка указывает на нитевидную невакуляризованную структуру; зелеными стрелками показаны два полукольца, образованные проводящими пучками, которые иннервируют два центра плодолистиков, ЛЦ – латеральный цветок.

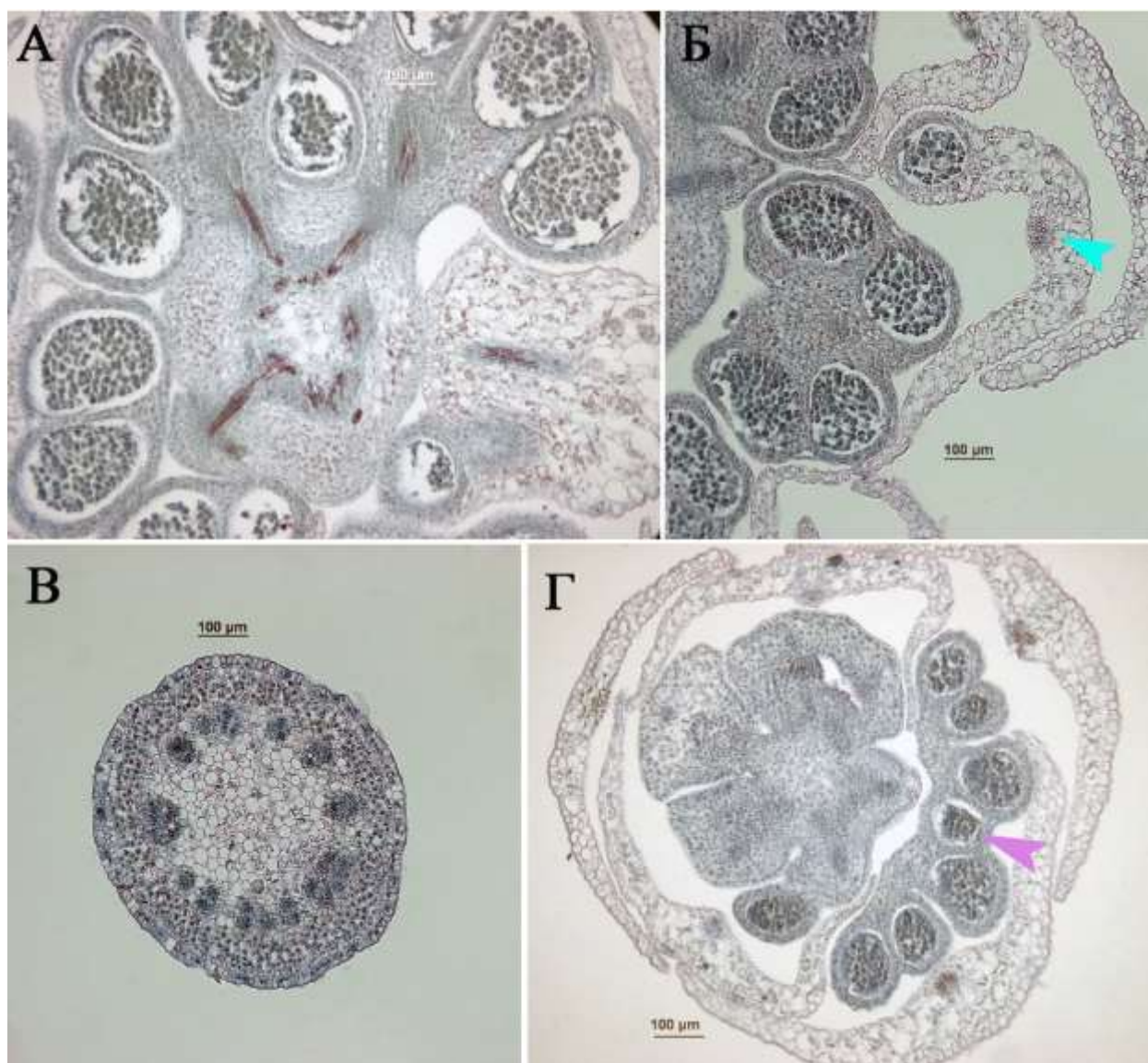


Рисунок 37. Фотографии поперечных срезов верхушек соцветий *T. maritima*.

А – поперечный срез у основания терминальной структуры, видно, что все пучки образуют кольцо, от которого и отходят тяжи ко всем органам этой структуры. Б – участок полимерной терминальной структуры на поперечном срезе, где видна промежуточная структура между тычинкой и листочком околоцветника. В – поперечный срез на уровне междоузлия, видны одиннадцать коллатеральных пучков. Г – поперечный срез через полимерную терминальную структуру, видна тычинка с семьей микроспорангиями. Условные обозначения: голубая стрелка указывает на промежуточную структуру между листочком околоцветника и тычинкой; сиреневая стрелка указывает на аномальную тычинку с семьей микроспорангиями. ЛЦ – латеральный цветок.

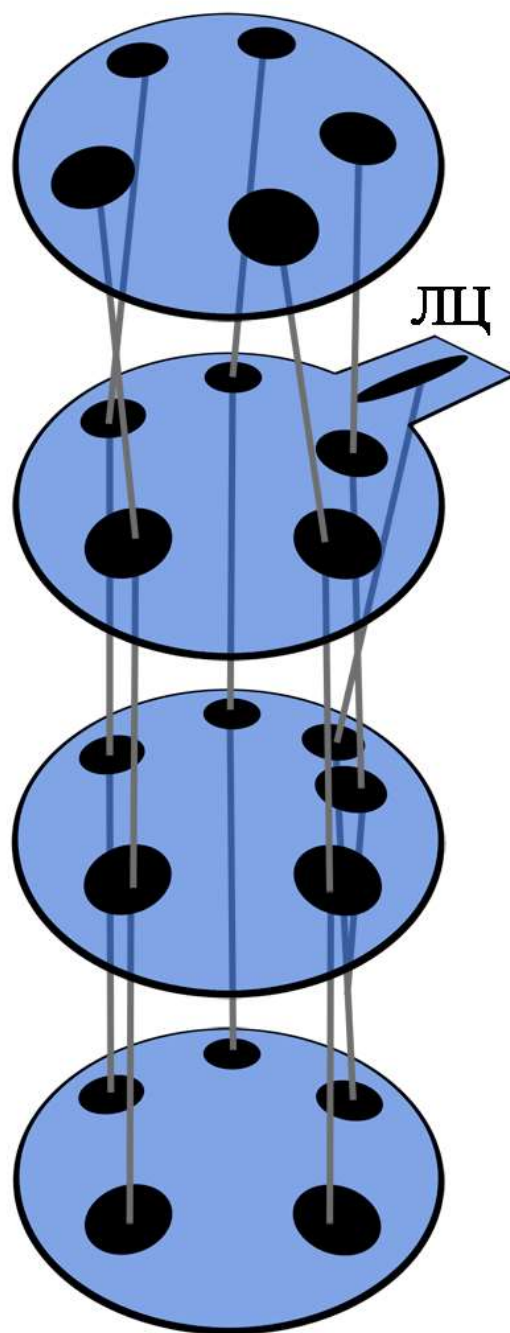


Рисунок 38. Схема проводящей системы, иллюстрирующая отхождение боковой веточки в латеральный цветок в соцветии *T. palustris*.

В оси соцветия пять пучков, один из них тангентально делится на два, один из которых отойдет в цветок, а другой станет пучком оси соцветия. Таким образом, число пучков в оси соцветия остается постоянным. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок.

Опишем отдельно строение некоторых выявленных типов.

1. Соцветия *T. palustris* с нормальным терминальным цветком (рис. 39, Б). В оси соцветия может идти от 5 до 7 пучков, но к верхушке остается 5 пучков, 2 из них, не разделясь, отходят в два верхних боковых цветка, а оставшиеся 3 пучка уходят в терминальный цветок (рис. 39, А).

2. Соцветия *T. maritima* с обедненной или полимерной терминальной структурой (рис. 40, Б) или терминальной структурой, представленной типичным цветком (рис. 41, Б). В оси может идти от 9 до 14 пучков, к верхушке их число уменьшается до 5-9, и все эти пучки входят в терминальную структуру (рис. 40, А; рис. 41, А).

3. Соцветие *T. maritima* с двойной терминальной структурой (рис. 42, Б): в ней есть два центра плодолистиков (рис. 36, В), предположительно относящихся к двум сросшимся цветкам, из которых, впрочем, невозможно по внешним признакам выделить один терминальный. В оси соцветия идет 8 пучков, к верхушке остается 6. Два из этих пучков разделяются на два, образуется 8 пучков, из которых 5 идут в одну половину терминальной структуры, а 3 – в другую (рис. 36, Г; рис. 42, А).

4. Соцветие *T. maritima*, у которого на верхушке расположено два сильно сближенных цветка, отделенных от нижележащих цветков удлинненным междоузлием. Из двух верхних цветков один направлен вверх и был нами принят как предположительно терминальный, а другой – направлен в сторону и был принят как предположительно боковой. В направленном вверх цветке 6 листочков околоцветника, 6 тычинок, 7 плодолистиков. Цветок, направленный в сторону, имеет типичное строение. В средней части соцветия в его оси идет 8 коллатеральных пучков. К верхушке оси остается 6 проводящих пучков. Два из них становятся флоэмными. Близко к верхушке от оси соцветия отходит цветок, интерпретированный нами как боковой; в него входит один целый пучок и два пучка, возникших при разветвлении каждого из соседних с ним пучков. Оставшийся в оси соцветия не разветвившийся коллатеральный пучок, два флоэмных пучка и две другие ветви упомянутых выше разветвившихся пучков уходят в цветок, интерпретированный нами как терминальный (рис. 43).

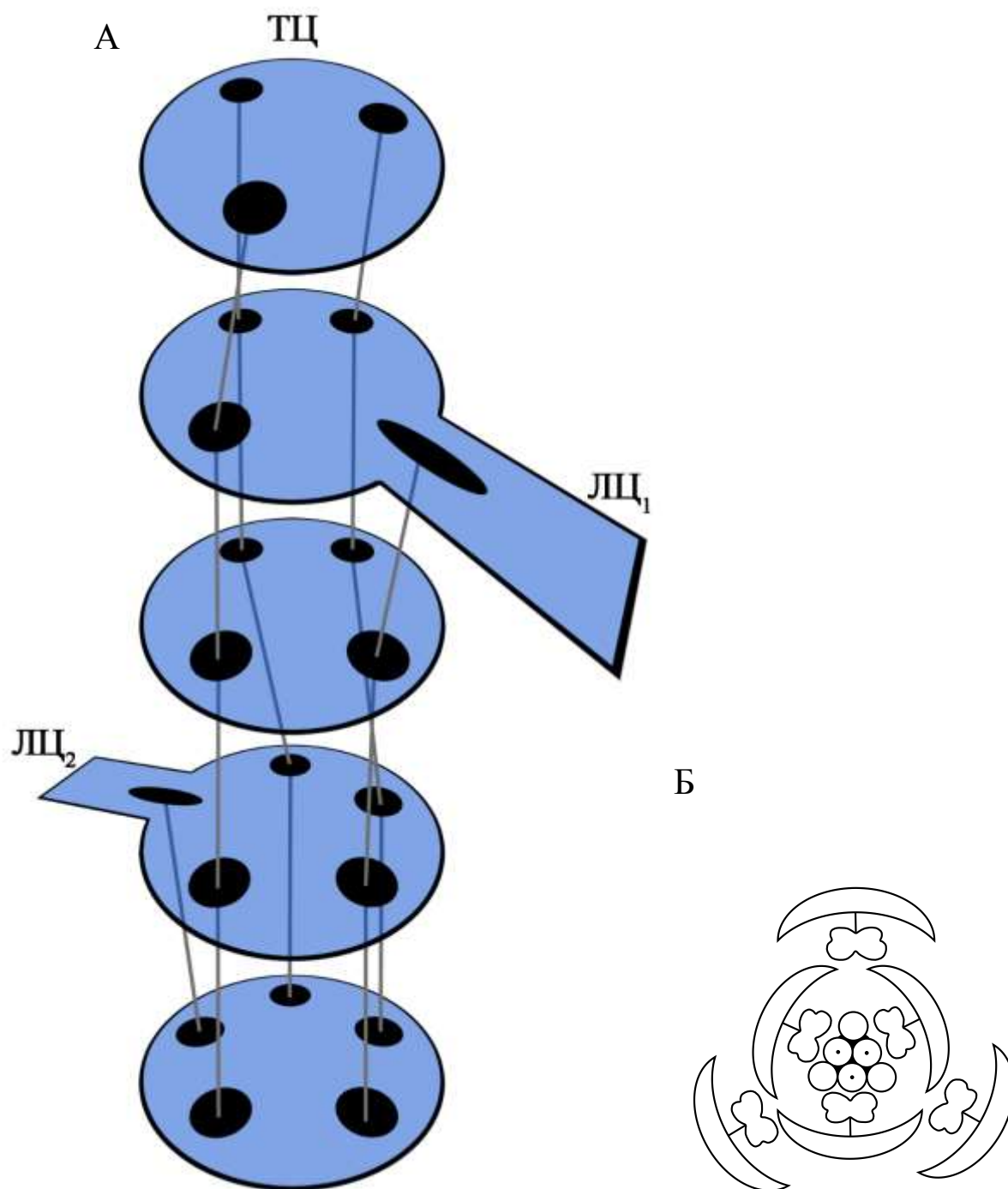


Рисунок 39. Схема проводящей системы верхушки соцветия №1 и диаграмма верхушки того же соцветия *T. palustris*.

А – схема проводящей системы, видно пять пучков, два из них, не делясь, отходят в два верхних боковых цветка, а оставшиеся три пучка уходят в терминальный цветок Б – диаграмма цветка типичного строения, занимающего терминальное положение. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок, ТЦ – терминальный цветок.

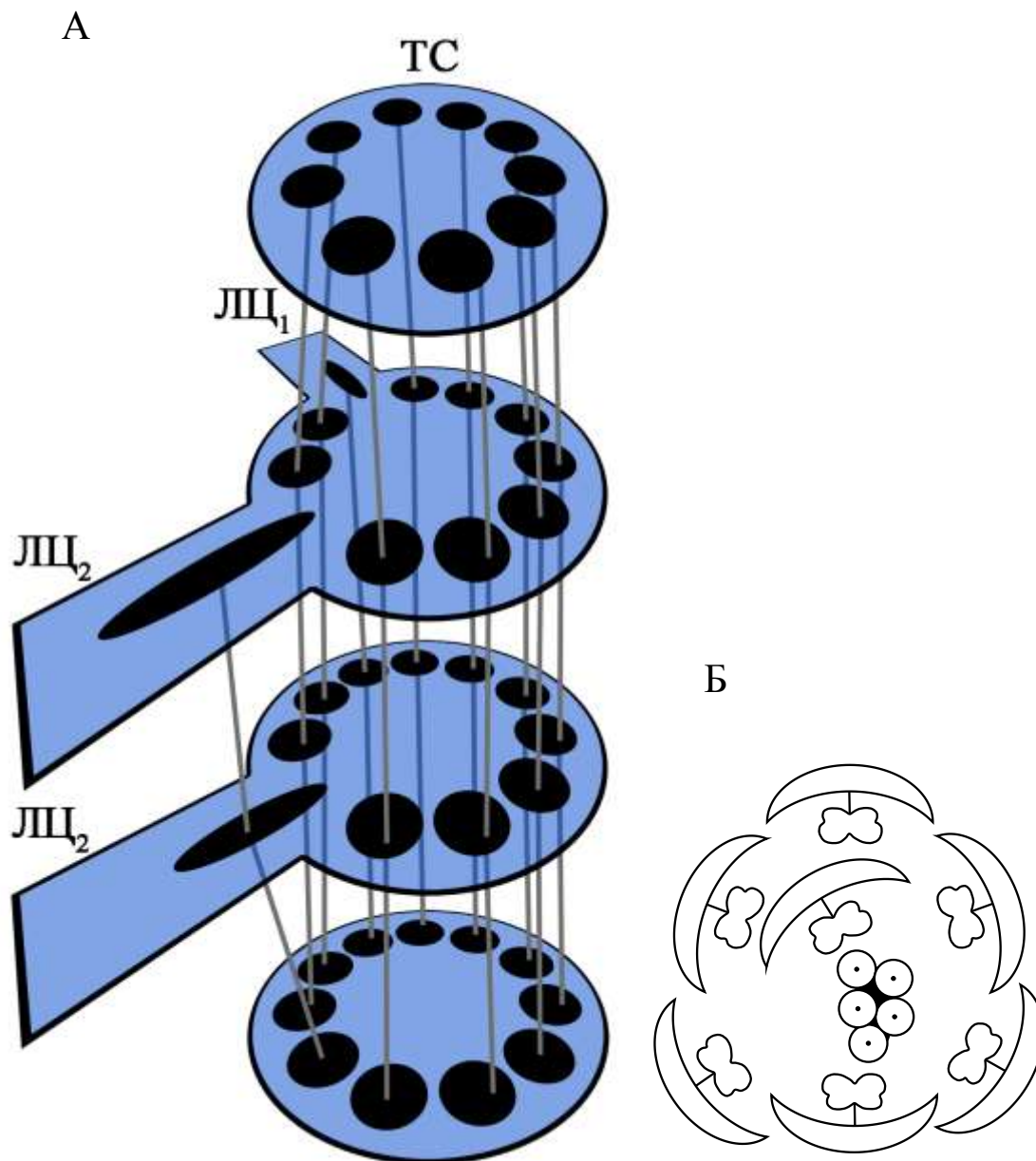
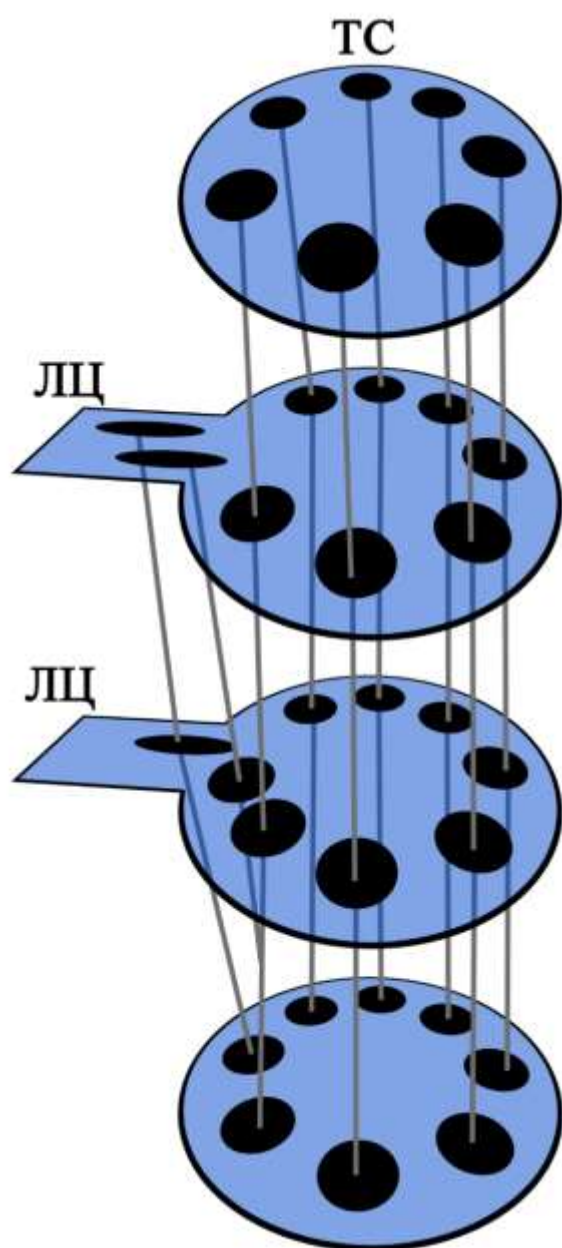


Рисунок 40. Схема проводящей системы верхушки соцветия №2-1 и диаграмма верхушки того же соцветия *T. maritima*.

А – схема проводящей системы, видно одиннадцать проводящих пучков, два из них, не делясь, отходят в два верхних боковых цветка, а оставшиеся девять пучков уходят в терминальную структуру. Б – диаграмма терминальной структуры. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок, ТС – терминальная структура.

А



Б

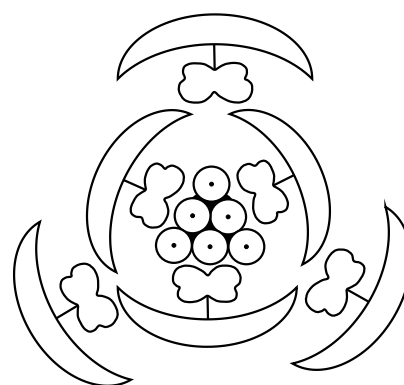


Рисунок 41. Схема проводящей системы верхушки соцветия №2-2 и диаграмма верхушки того же соцветия *T. maritima*.

А – схема проводящей системы, видно восемь проводящих пучков, два из них, не делясь, отходят в два верхних боковых цветка, а оставшиеся девять пучков уходят в терминальную структуру. Б – диаграмма терминальной структуры, которая представлена цветком типичного строения. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок, ТС – терминальная структура.

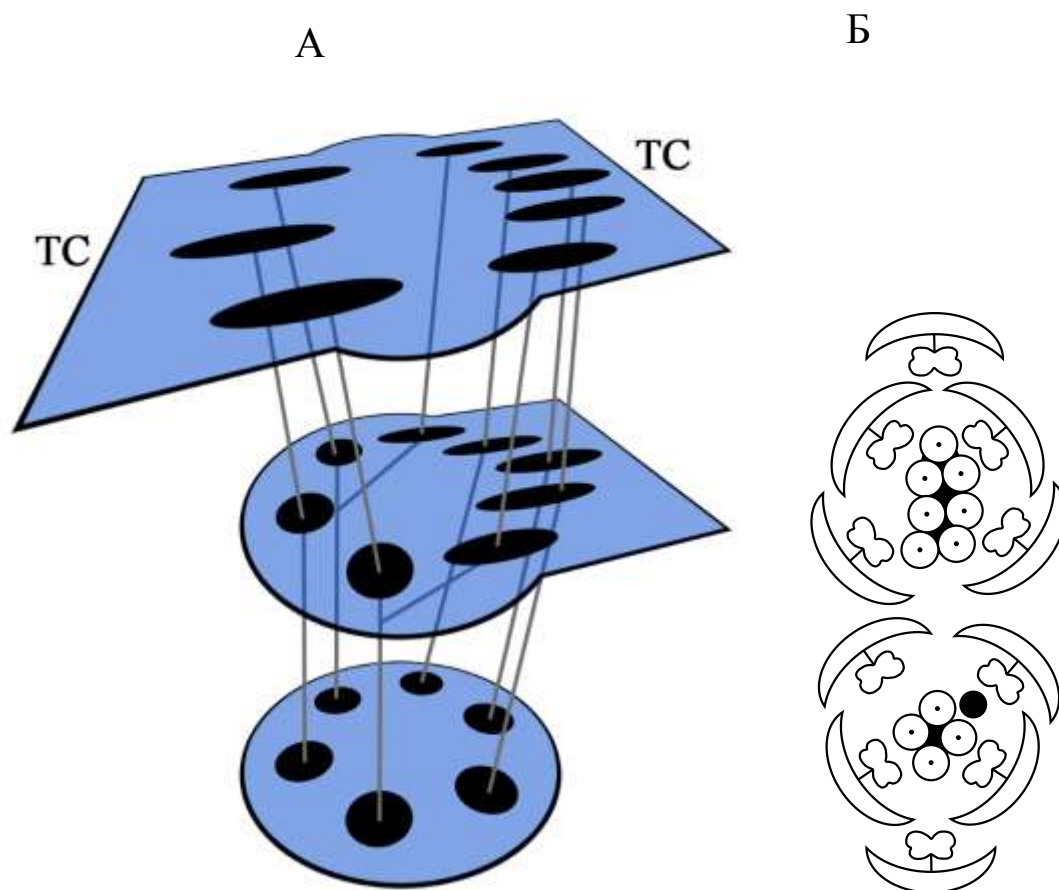


Рисунок 42. Схема проводящей системы верхушки №3 соцветия и диаграмма той же верхушки соцветия *T. maritima*.

А – схема проводящей системы, на которой видно, что в оси соцветия идут шесть пучков, два из них тангентально делятся, пучки перераспределяются между двумя терминальными структурами: пять тяжей отходит в одну терминальную структуру, и три в другую. Б – диаграмма терминальной структуры, которая представлена двойной структурой с двумя центрами плодолистиков, предположительно относящимся к двум сросшимся цветкам. Условные обозначения: ТС – терминальная структура.

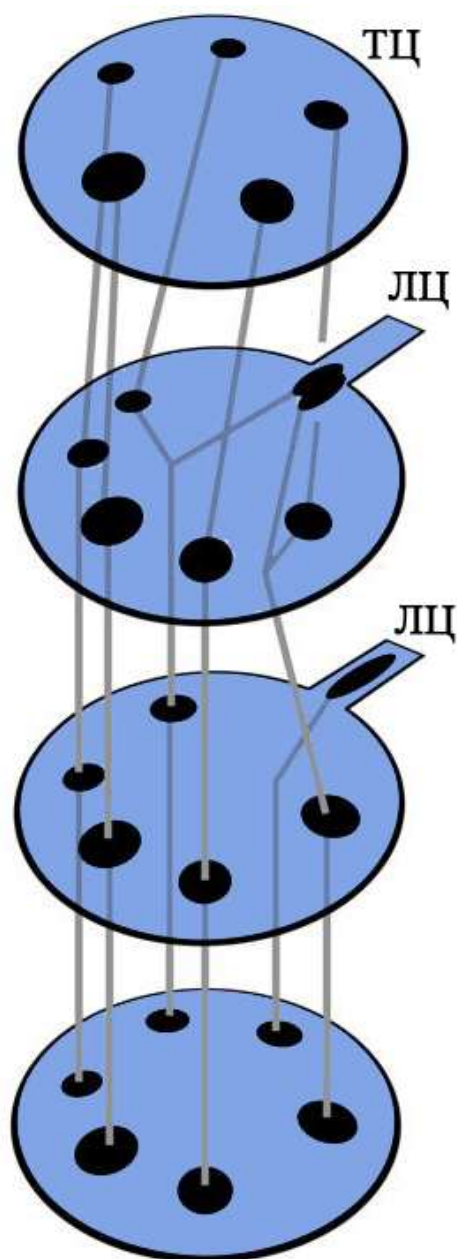


Рисунок 43. Схема проводящей системы верхушки № 4 соцветия *T. maritima*.

К верхушке оси остается 6 проводящих пучков. Два из них становятся флоэмными. Близко к верхушке от оси соцветия отходит цветок типичного строения, интерпретированный нами как боковой; в него входит один целый пучок и два пучка, возникших при разветвлении каждого из соседних с ним пучков. Оставшийся в оси соцветия не разветвившийся коллатеральный пучок, два флоэмных пучка и две другие ветви упомянутых выше разветвившихся пучков уходят в цветок (6 листочков околоцветника, 6 тычинок, 7 плодолистиков), интерпретированный нами как терминальный. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок, ТЦ – терминальный цветок.

5. Соцветие *T. maritima* с тремя сближенными цветками типичного строения в верхней части соцветия, из которых один по его центральному положению можно принять за предположительно терминальный. В средней части соцветия в его оси идет 8 коллатеральных проводящих пучков, это же число сохраняется и в верхней части соцветия. Три пучка сливаются и уходят в боковой цветок, присоединяя также ветвь от четвертого пучка. В следующий боковой цветок отходит целый пучок и по одной ветви от каждого из соседних с ним пучков. В последний (терминальный по положению) цветок отходят два пучка и последняя оставшаяся «половинка» пучка. Таким образом, получается, что пучки почти равномерно распределяются между тремя верхними цветками нормального строения (рис. 44).

Всего на серийных микротомных срезах было изучено 17 верхушек соцветий *T. maritima* и 2 – *T. palustris*.

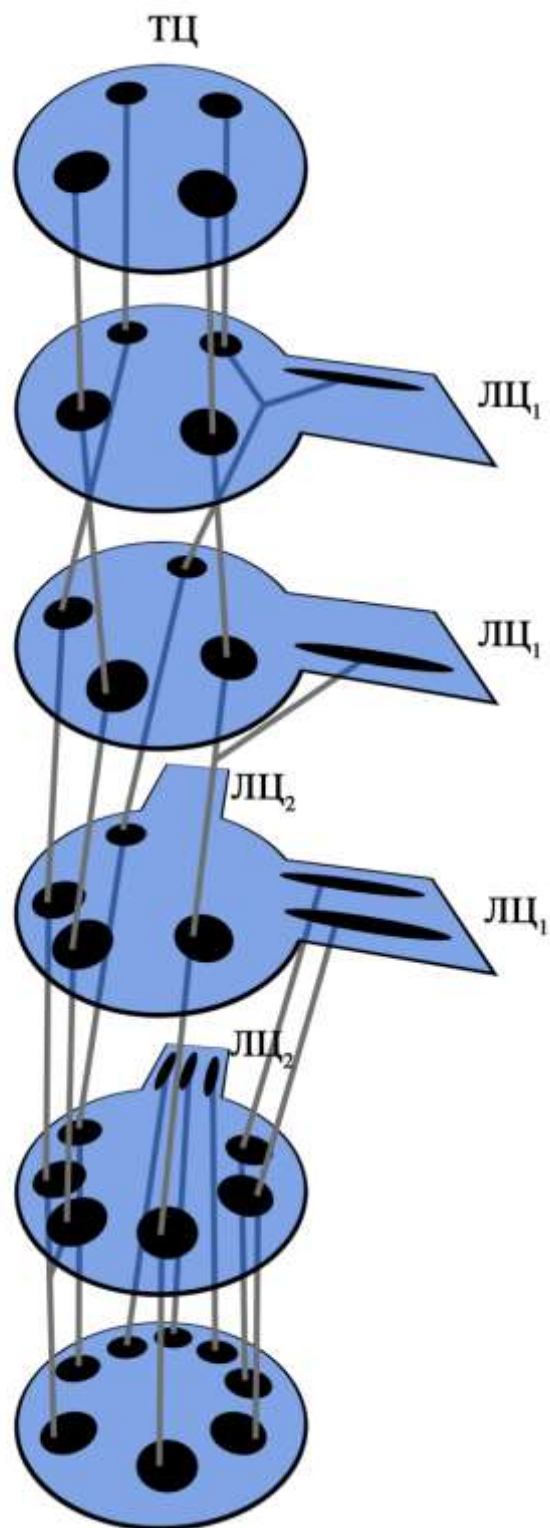


Рисунок 44. Схема проводящей системы верхушки соцветия №5 *T. maritima*.

В средней части соцветия в его оси идет 8 коллатеральных проводящих пучков, это же число сохраняется и в верхней части соцветия. Три пучка сливаются и уходят в боковой цветок, присоединяя также ветвь от четвертого пучка. В следующий боковой цветок отходит целый пучок и по одной ветви от каждого из соседних с ним пучков. В последний (терминальный по положению) цветок отходят два пучка и последняя оставшаяся «половинка» пучка. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок, ТЦ – терминальный цветок.

Раздел 3.3. *Ruppia*

Морфология соцветий. Соцветие руппии состоит из двух противоположащих друг другу цветков (см. ниже рис. 47, А). Цветок в типичном случае состоит из двух сидячих тычинок, расположенных медианно, и четырех или большего числа плодолистиков. Тычинка имеет две широко разнесенные теки, так что если связник не попадает в поле зрения (заслонен другими структурами), то каждую теку можно ошибочно принять за отдельную тычинку. На абаксиальной (наружной) стороне широкого связника у тычинки развит небольшой вырост – чешуйка. Плодолистики составляют два или большее число димерных кругов: первая пара плодолистиков расположена трансверзально, вторая пара – медианно, следующие плодолистики (если они есть) возникают в косо расположенных кругах. Последний круг может иметь лишь один плодолистик. Плодолистики во время цветения почти сидячие, но при созревании плода у них образуются длинные ножки. Каждый плодолистик снабжен на спинной стороне под рыльцем небольшим выростом.

Изучено два вида: *R. maritima* и *R. cirrhosa*. При диагностике видов основное внимание уделяли размеру пыльников. На нашем материале он составил 0,6-1 мм у *R. maritima*, 1,5-2 мм у *R. cirrhosa*. У каждого вида были найдены соцветия, отличающиеся от типичного для этого рода строения (Локк и др. 2011, Локк, 2012). В таких соцветиях были найдены сросшиеся цветки. Однако структуры, найденные у *R. maritima*, отличаются от структур, найденных у *R. cirrhosa*. У *R. maritima* есть тенденция к срастанию двух цветков соцветия и образованию одного терминального цветка (Локк и др., 2011), у *R. cirrhosa* – к образованию третьего цветка на оси соцветия (причем два верхних цветка могут быть не вполне четко разграничены между собой) (Локк, 2012). Опишем встреченные отклонения от типичного плана строения соцветия у двух видов.

Морфология соцветий со свободными цветками *R. maritima*. Среди 180 изученных соцветий типичного для данного вида строения (то есть с четко обособленными цветками) около 62% имели одинаковое число плодолистиков в двух цветках, а 38% – разное число плодолистиков. Наряду с соцветиями, имеющими четыре плодолистика в каждом из двух цветков, встречались соцветия с 5 или 6 плодолистиками в двух цветках (см. таблицу 5). Из 360 цветков изученных соцветий с четко обособленными цветками почти половина (около 43%) имела 4 плодолистика, цветки с 5 и 6 плодолистиками встречались почти одинаково часто (около четверти цветков на каждый из случаев) и цветки с 7 плодолистиками были очень редки (см. таблицу 5). При этом цветки с разным числом плодолистиков были отмечены в разных популяциях с разной частотой (см. таблицу 6). Отметим, что различия в числе плодолистиков в цветках одного соцветия может составлять до 3 плодолистиков, хотя чаще встречается разница именно в один

плодолистик. В 2 из 4 изученных популяций чаще всего отмечали цветки с 4 плодолистиками. В популяции с острова Покормежный чаще всего отмечали цветки с 6 плодолистиками.

Чешуйки у *R. maritima* небольшого размера, имеют близкую к шарообразной форму и состоят из большого числа клеток.

Морфология соцветий со сросшимися цветками *R. maritima*. У части изученных экземпляров встречаются соцветия, в которых расположенные рядом друг с другом верхние медианные тычинки разных цветков конгенитально срастаются, образуя единую структуру (рис. 45, А, Б; рис. 46, А, Б). У такой сросшейся тычиночной структуры в одном пыльнике может быть три (например, рис. 45, А; рис. 46, А) или даже четыре теки, а не две, как у нормальной тычинки, или, наоборот, только одна, но сильно увеличенная в размере тека. Сросшаяся тычиночная структура может либо иметь одну чешуйку (рис. 45, Б; рис. 46, Б), либо вообще не нести чешуек (рис. 45, А; рис. 46, А). Изредка верхняя тычинка нижнего цветка находится не в медианном, а в трансверзальном (или косом) положении; она может быть меньше типичной тычинки, но иметь нормальную структуру с 2 теками и 4 микроспорангиями; либо в ней развита лишь одна тека с одним или двумя микроспорангиями.

Отмечены соцветия, в которых конгенитальное срастание цветков выражено еще сильнее. В них все плодолистики формируют единую группу (Локк и др., 2011), не разделенную тычинками, хотя по относительной ориентации брюшных и спинных сторон плодолистиков можно выявить их принадлежность к какому-либо из двух цветков (рис. 45, В-Ж; рис. 46, В-Ж). (Хотя плодолистик руппии – асцидиатный, то есть не имеет важнейшего маркера брюшной стороны – брюшного шва, полярность плодолистика легко установить по характерному выросту на спинной стороне.) Плодолистики одного цветка ориентированы брюшными сторонами друг к другу, то есть к центру цветка. Иногда наблюдается конгенитальное срастание двух плодолистиков между собой (рис. 45, Г, Е; рис. 46, Г, Е). В соцветиях описываемого типа обычно 4 тычинки. Две из них по положению соответствуют нижним медианным тычинкам каждого цветка, а две другие расположены, чередуясь с ними, справа и слева от группы плодолистиков (рис. 45, Ж-З, рис. 46, Ж-З). В тычинках, соответствующих нижним медианным тычинкам каждого из двух объединенных цветков, чешуйки на связнике расположены с наружной, то есть морфологически абаксиальной, стороны (Локк и др., 2011).

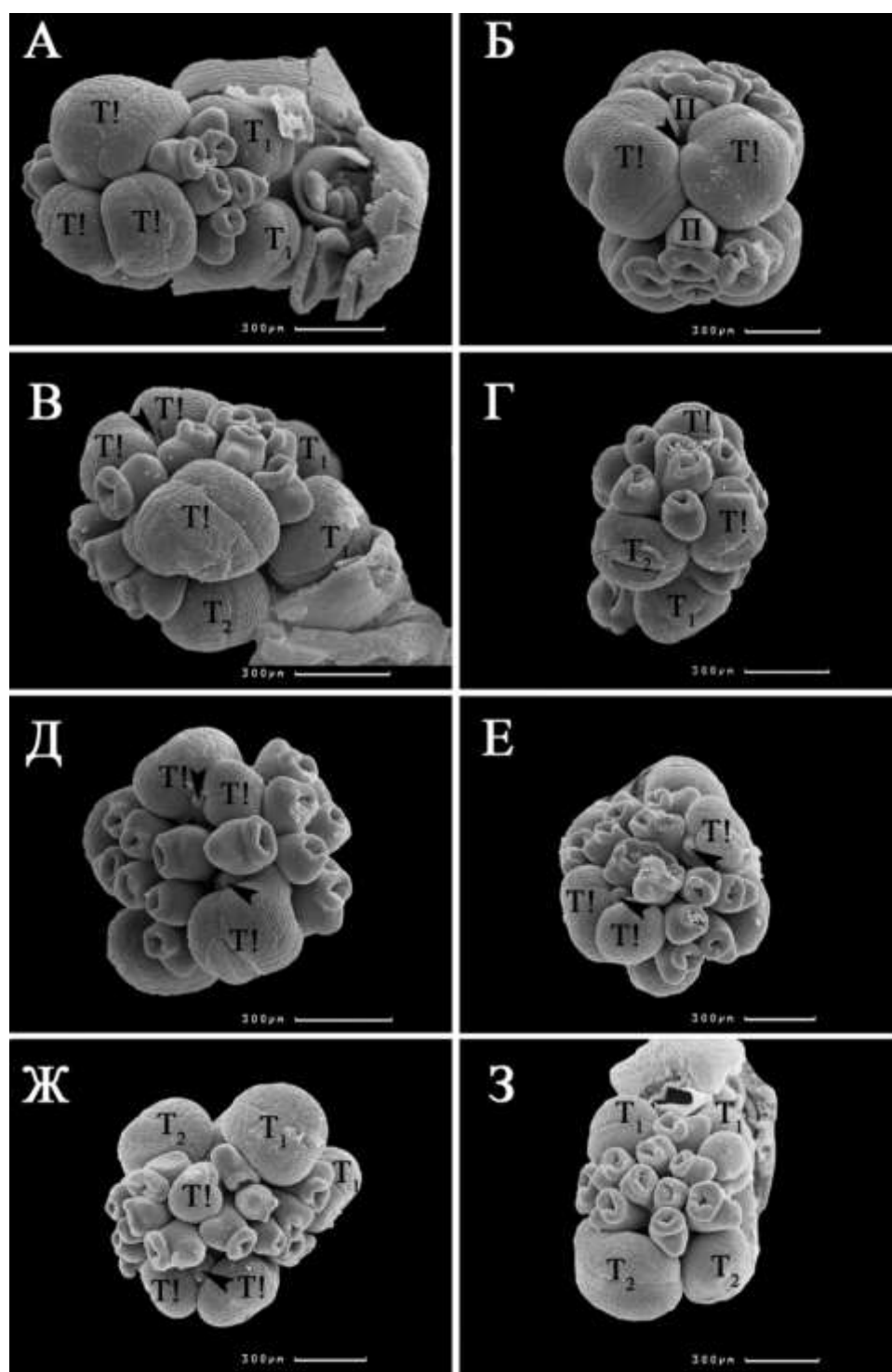


Рисунок 45. Разнообразие соцветий *R. maritima* на микрографиях.

А, Б – сросшиеся цветки с двумя центрами плодолистиков, разделенными структурой из сросшихся верхних медианных тычинок. В-Ж – сросшиеся цветки с плодолистиками, обращенными к двум центрам, но составляющими единый ряд. На микрографиях Г и Е видны сросшиеся плодолистики. На микрографиях Д-Ж хорошо заметны чешуйки, расположенные адаксиально на латеральных тычинках. З – соцветие представлено фактически только одним «цветком», все плодолистики ориентированы к центру «цветка», и их невозможно разделить на две группы. На рис. 46, А-З представлены диаграммы этих соцветий соответственно. Условные обозначения: T_1 – тека тычинки нижнего цветка, T_2 – тека тычинки верхнего цветка, $T!$ – тека сросшейся тычинки, черная стрелка указывает на чешуйку.

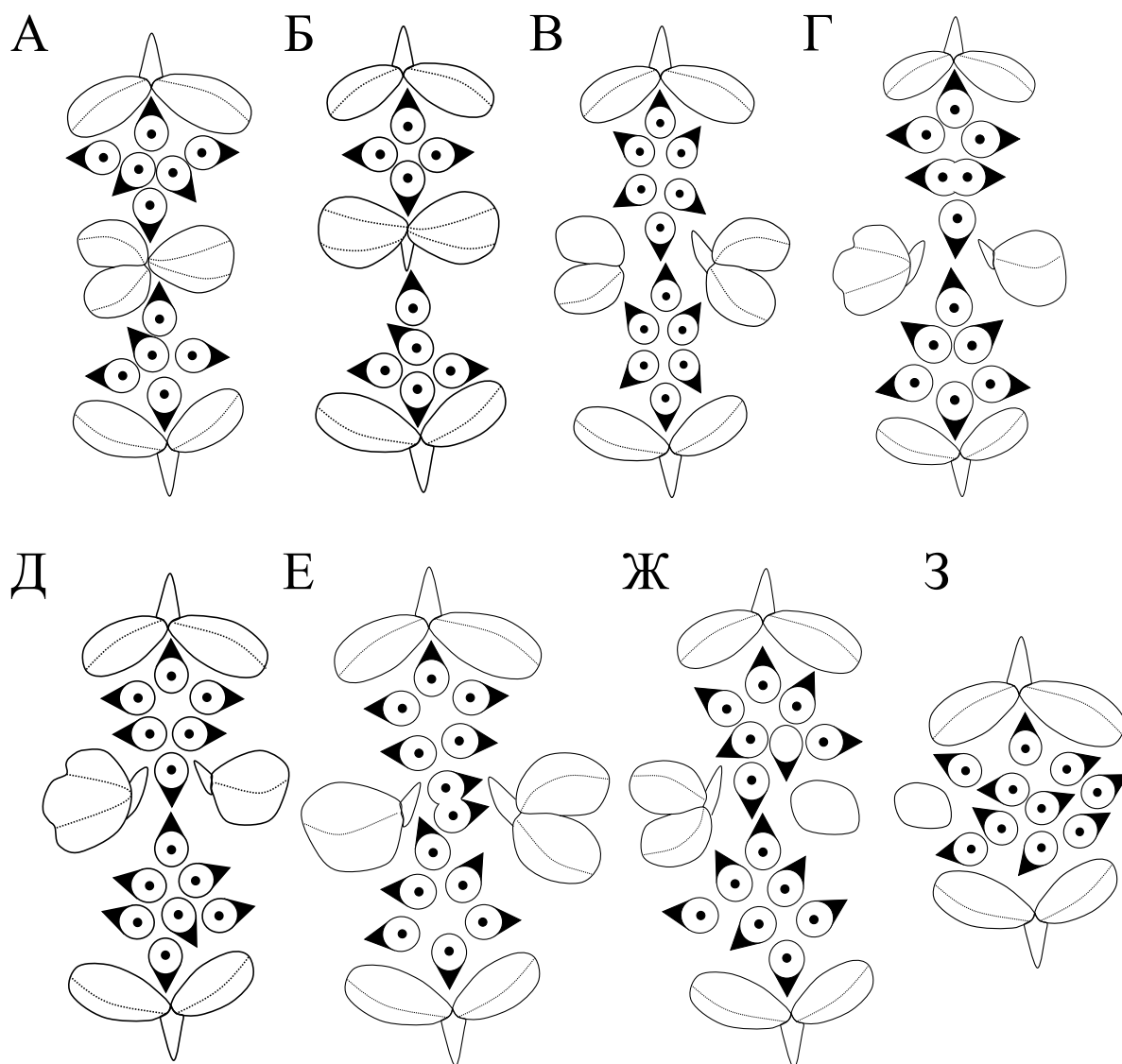


Рисунок 46. Разнообразие соцветий *R. maritima* в виде диаграмм.

А-З диаграммы соцветий, внешний вид которых представлен на рис. 45, А-З соответственно. Условные обозначения: - фертильный плодolistик, - стерильный плодolistик, - сросшиеся плодolistики, - медианная тычинка, состоящая из двух тек, в каждой из которых по два микроспорангия, с чешуйкой, - латеральная тычинка с адаксиальной чешуйкой.

У трансверзальных тычинок часто удается наблюдать чешуйки шарообразной формы, состоящие из небольшого числа клеток, расположенные на внутренней (обращенной к гинецею) стороне тычинки (рис. 45, Д, Е; Ремизова и др., 2010; Локк и др., 2011). Трансверзальные тычинки сильно варьируют по размерам. Большие тычинки имеют либо нормальное строение, либо у них только одна тека, но с тремя гнездами. У маленьких тычинок тека всегда одна и обычно состоит из одного микроспорангия, иногда у них может отсутствовать чешуйка (например, обозначенная как «Г!» единственная тека тычинки на рис. 45, Ж состоит из одного микроспорангия и не имеет ни чешуйки, ни линии вскрывания). Найдены случаи наиболее сильного конгенитального срастания двух цветков (Локк и др., 2011), когда все соцветие представлено фактически только одним «цветком» с числом плодолистиков 7 и более. Все плодолистики ориентированы к центру «цветка», и их невозможно разделить на две группы (рис. 45, И; рис. 46, И). Частота встречаемости соцветий со сросшимися цветками в разных популяциях представлена в таблице 7. Частота встречаемости соцветий руппий со сросшимися цветками в популяции «Покормежный» (50%) сильно отличается от частоты встречаемости таких соцветий во всех других изученных популяциях, где соцветия со сросшимися цветками были очень редки или не отмечены вовсе.

Изредка в цветках руппии встречаются стерильные плодолистики. Их встречаемость не зависит от степени срастания цветков, они бывают и в цветках, совершенно нормальных во всех прочих отношениях. Стерильные плодолистики не имеют рыльца, не подразделены явно на спинную и брюшную стороны (у них нет 11 выроста на спинной стороне), они также гораздо более узкие, чем обычные плодолистики. Фертильность, по крайней мере в большинстве случаев, плодолистиков в соцветиях со сросшимися цветками доказывается тем, что в таких соцветиях, по нашим наблюдениям, развиваются нормальные плоды.

Морфология соцветий со свободными цветками *R. cirrhosa*. Среди 100 изученных соцветий типичного для данного вида строения (с двумя четко обособленными цветками) около 56% имели одинаковое число плодолистиков в двух цветках, а 44% – разное число (Локк, 2012). Наряду с соцветиями, имеющими четыре плодолистика в каждом из двух цветков, встречались соцветия с 5-8 плодолистами в двух цветках (см. таблицу 8). Из 200 цветков изученных соцветий с четко обособленными цветками почти половина (около 52,5%) имела 4 плодолистика, цветки с 5-9 плодолистами встречались почти одинаково часто (около четверти цветков на каждый из случаев) и цветки с 10-11 плодолистами были редки (см. таблицу 8). При этом частота цветков с разным числом плодолистиков двух разных популяциях сильно различалась (см. таблицу 9): в популяции в соленой

лагуне вблизи берега моря в окрестностях г. Хайфа, Израиль (далее «Хайфа») 92,8% случаев – это соцветия с разным числом плодолистиков в двух цветках, при этом наиболее встречаемы 6-9 плодолистиков; в популяции же на оз. Маныч, Ростовская область, Россия (далее «Маныч») 91,4% случаев – это соцветия с 4 плодолистиками в двух цветках. Различия в числе плодолистиков в цветках одного соцветия может составлять до 6 плодолистиков, хотя чаще встречается разница в 2-3 плодолистика. Изредка в соцветиях найдены случаи стерильных плодолистиков.

Чешуйки *R. cirrhosa* состоят из большого числа клеток, однако невелики по размеру. Они могут быть разной формы: обычно немного удлинённой уплощённой формы со слегка заостренным концом с ровным краем, изредка встречается зубчатый край. Иногда чешуйки бывают широкими без заостренного конца, чаще такие чешуйки встречаются у верхней медианной тычинки.

Морфология соцветий с аномальными структурами и сросшимися цветками *R. cirrhosa*. Из двух изученных популяций в одной («Хайфа») было найдено большое число аномальных соцветий, в то время как в другой такое соцветие было единичным случаем (см. табл. 10). Во всех случаях необычного строения соцветия аномальные структуры были найдены только в верхнем цветке, в то время как нижний цветок всегда имел типичное для рода строение, и лишь число плодолистиков в нем могло варьировать (Локк, 2012).

В одном соцветии *R. cirrhosa* на верхушке найдена структура неизвестной морфологической природы (рис. 47, Б). Она имеет короткую ножку, которая в диаметре уже оси соцветия, и шарообразную головку, размером превосходящую чешуйку верхней медианной тычинки верхнего цветка, но намного меньшую, чем тека тычинки. В остальном же это соцветие с двумя свободными цветками типичного строения.

При изучении *R. cirrhosa* встречены соцветия с двумя латеральными цветками, где в верхнем цветке теки тычинки расположены перпендикулярно друг другу или в косо-вертикальном направлении. Чешуйка между ними обычно более крупная и уплощенная, чем в нижней медианной тычинке верхнего цветка и тычинках нижнего цветка (рис. 48, Б). У таких верхних цветков плодолистиков больше, чем у нижних, и они зачастую образуют ряд между теками верхней тычинки (рис. 48, Б).

Найдены соцветия, в которых две теки (одна верхней медианной тычинки, другая нижней медианной тычинки) конгенитально срослись в единую структуру (рис. 48, А). Микроспорангиев в такой сросшейся структуре три (рис. 51, Г), и к ней прилежат по две чешуйки. Именно такое необычное строение соцветия встретилось в обеих популяциях. Отмечены соцветия *R. cirrhosa*, в которых верхняя медианная тычинка может быть

составлена тремя теками. Третья тека может состоять из одного-трех микроспорангиев, быть маленькой или большой соответственно (рис. 47, В; рис. 48, Г-З).

Встречены соцветия с двумя медианными тычинками в верхнем цветке, но теки верхней тычинки могут быть разной формы, одна из них может состоять из трех микроспорангиев, также они могут по-разному сидеть на оси соцветия. В таких цветках наблюдается две не разделенных до конца друг от друга группы плодолистиков, но плодолистки уже не ориентированы все к одному центру (рис. 48, И; рис. 49, А). Таким образом, в соцветии в целом уже три группы плодолистиков.

Найдены случаи, когда верхний цветок имеет две медианные тычинки и две группы плодолистиков, отграниченных друг от друга теками верхней медианной тычинки, которые располагаются косо-вертикально и связаны друг с другом очень широкой чешуйкой (рис. 48, В). Таким образом, в соцветии три центра плодолистиков.

Отмечены и более сложные случаи, когда в верхнем цветке появляются два центра плодолистиков. Около нового центра плодолистиков может находиться от одной теки, состоящей из двух микроспорангиев, до двух «новых» нормальных тычинок. Промежуточные варианты включают в себя наличие третьей тычинки, которая может быть частично сросшейся с верхней медианной тычинкой второго снизу цветка в единую сложную структуру; наличие четвертой тычинки и различных структур разной степени срастания между третьей тычинкой и верхней медианной тычинкой второго снизу цветка. Такие структуры очень разнообразны и сложны, и не было встречено двух соцветий с полностью одинаковым строением соцветия (рис. 49, Б-К). Отметим, что при срастании верхних медианных тычинок второго и третьего снизу цветков такая сросшаяся структура может иметь одну (рис. 47, Д, Е; рис. 49, Б) или же две чешуйки (рис. 50, Б). Также не найдено ни одного случая, при котором бы тычинка находилась в латеральном положении.

Встречены соцветия с тремя полностью обособленными цветками (Lock et al., 2011). В таких соцветиях два верхних цветка могут либо достаточно близко располагаться друг от друга (тычинки соседних цветков соприкасаются), либо все три цветка расположены на равном расстоянии друг от друга (тычинки соседних цветков не соприкасаются) (рис. 56, Д).

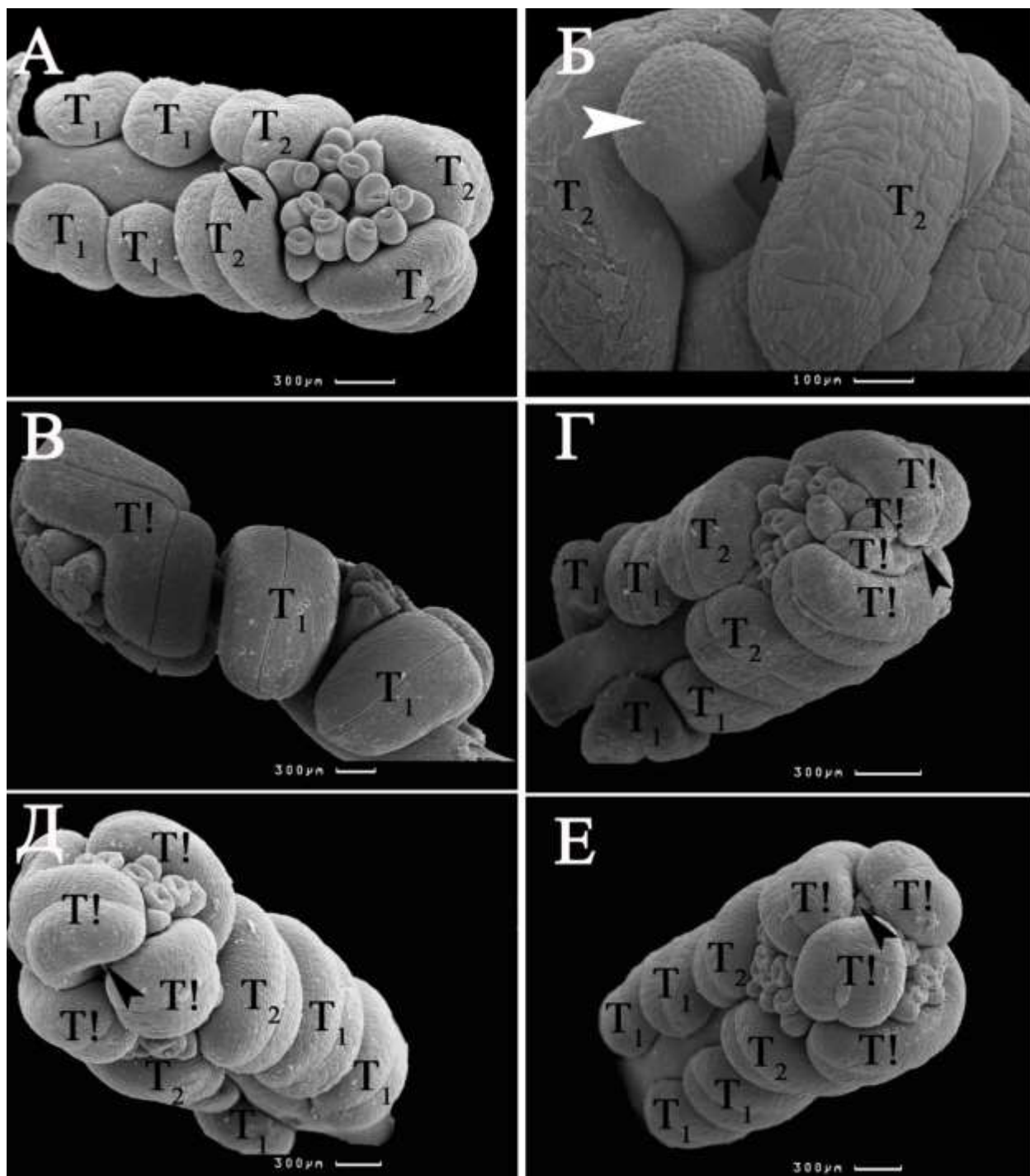


Рисунок 47. Разнообразие соцветий *R. cirrhosa* на микрографиях.

А – соцветие с двумя свободными цветками типичного строения. Б – соцветие с двумя свободными цветками, но неизвестной структурой на вершшке соцветия. В – соцветие со сросшимися верхней и нижней медианной тычинками в верхнем цветке. Г – соцветие верхним цветком, у которого верхняя медианная тычинка имеет 4 теки (2 из них недоразвитые). Д, Е –соцветия с тремя группами плодолистиков, различные варианты недоразделения второго и третьего снизу цветков. Условные обозначения: Т₁ – тека тычинки первого снизу цветка, Т₂ – тека тычинки второго снизу цветка, Т! – тека сросшейся (и/или дополнительной) тычинки, черная стрелка указывает на чешуйку, белая стрелка указывает на структуру неясной морфологической природы.

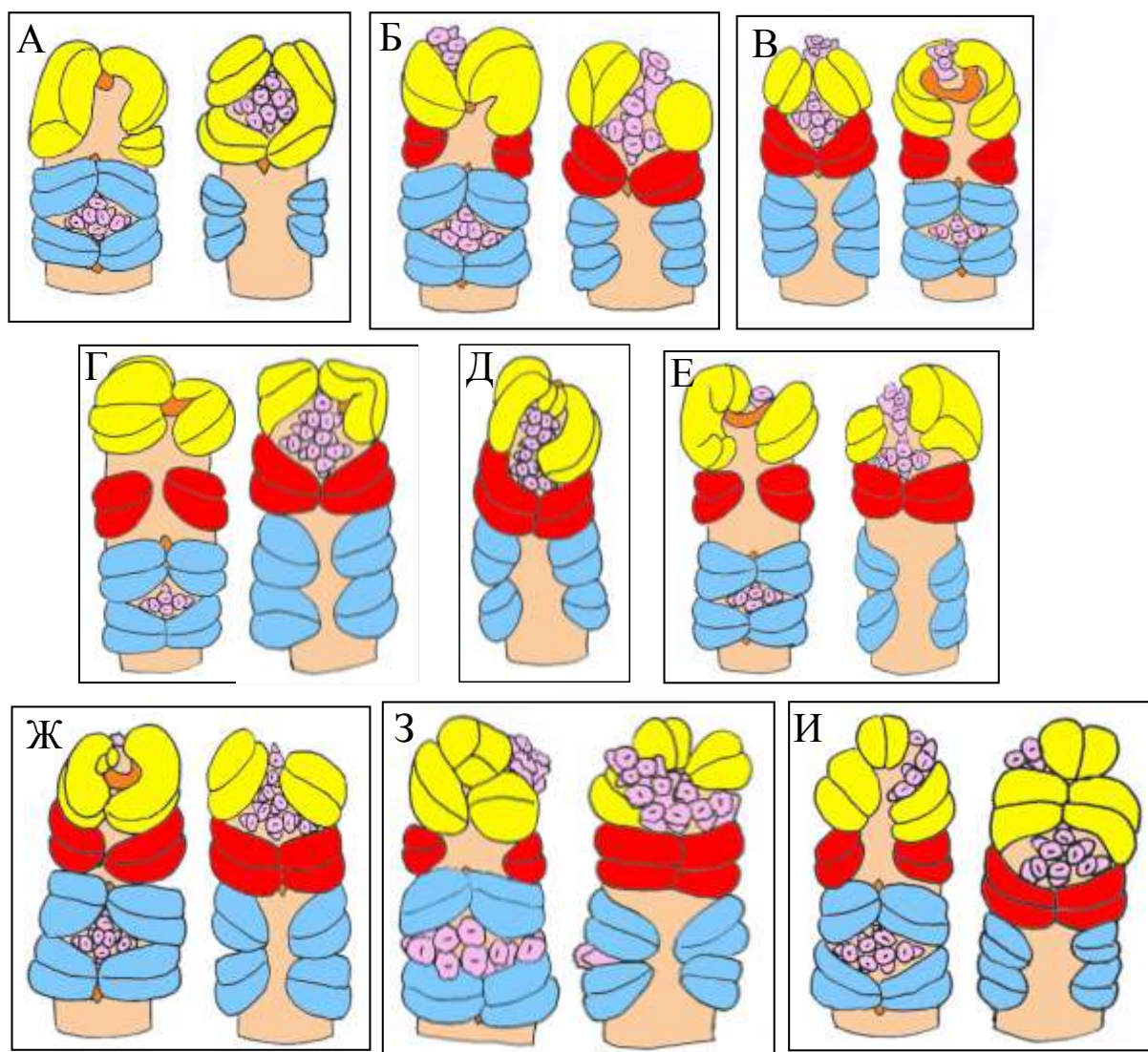


Рисунок 48. Разнообразие структуры колоса у *R. cirrhosa* (часть1).

А – диаграмма соцветия, представленного на микрографии на рис. 47, В. Г – диаграмма соцветия представленного на микрографии на рис. 47, Г. Условные обозначения: в черный прямоугольник обведены разные ракурсы одного соцветия, голубым покрашены типичные тычинки нижнего цветка, красным – типичные тычинки второго снизу цветка, синим – типичные тычинки третьего снизу цветка, желтым – сросшиеся и/или дополнительные тычинки, оранжевым – чешуйка, сиреневым – плодолистки, светло-бежевым – ось соцветия.

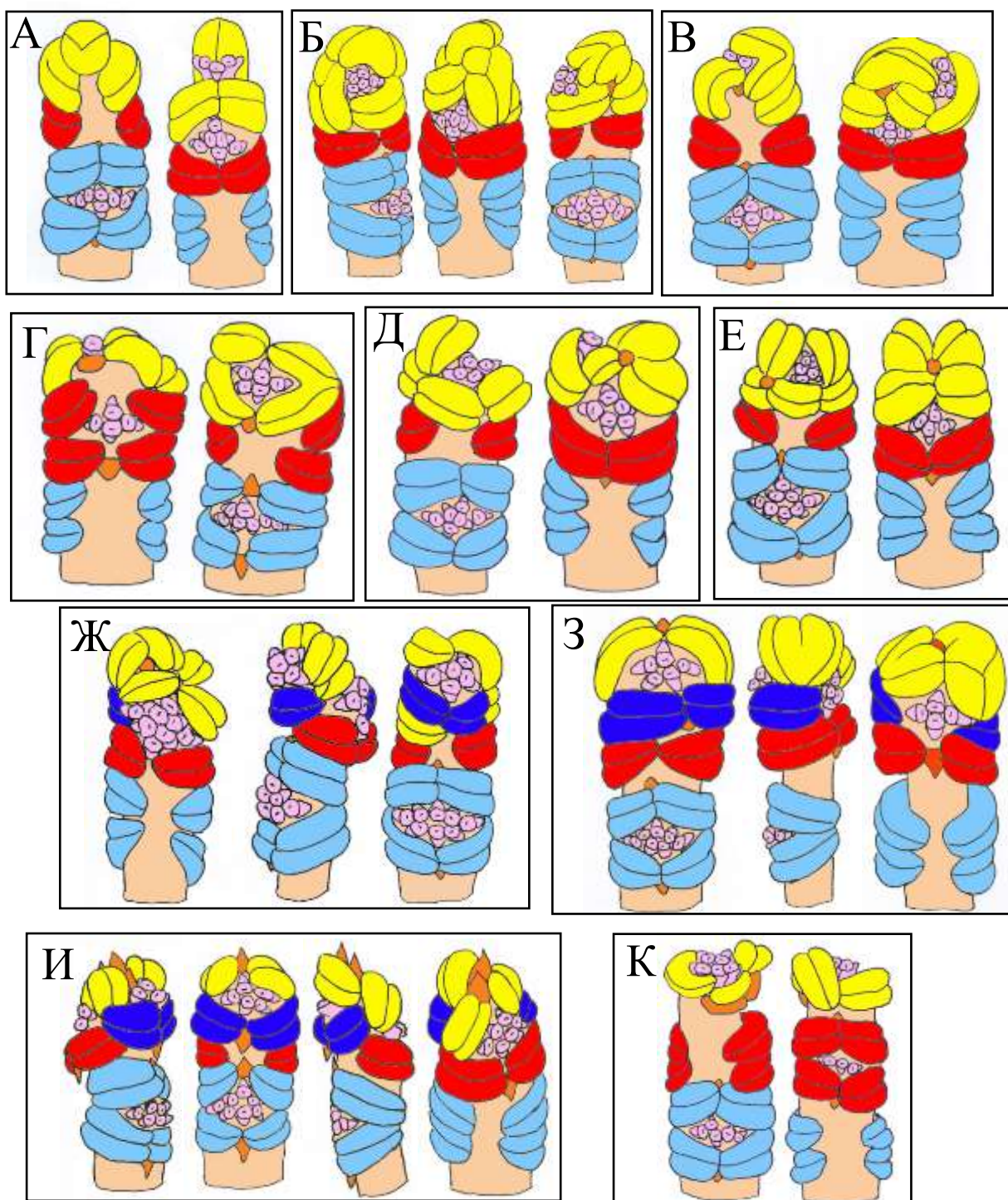


Рисунок 49. Разнообразие структуры колоса у *R. cirrhosa* (часть 2).

Условные обозначения: в черный прямоугольник обведены разные ракурсы одного соцветия, голубым покрашены типичные тычинки нижнего цветка, красным – типичные тычинки второго снизу цветка, синим – типичные тычинки третьего снизу цветка, желтым – сросшиеся и/или дополнительные тычинки, оранжевым – чешуйка, сиреневым – плодолистики, светло-бежевым – ось соцветия.

Васкулатура соцветий. Васкулатура соцветий типичного строения. Проводящая система цветоноса представлена гаглостелой с несколькими трахеидами ксилемы, окруженными кольцом флоэмы (рис. 50, В, Г). На части длины цветоноса трахеиды ксилемы разрушаются и развита ксилемная лакуна. В этом участке при созревании плодов имеет место сильное интеркалярное удлинение цветоноса. От оси соцветия практически перпендикулярно отходит пучок в нижний цветок. От этого пучка отходят тяжи, идущие в плодолистики и тычинки (рис. 51, В; рис. 52, А). В связнике тычинки пучок раздваивается или расширяется у *R. maritima* и многократно ветвится с образованием густой сети мельчайших жилок у *R. cirrhosa* (рис. 50, В). В плодолистике проводящий пучок раздваивается, образуя спинной и брюшной проводящие пучки плодолистика. Ось соцветия с проводящим пучком в центре продолжается выше места отхождения первого цветка и постепенно переходит в пучок, входящий в верхний цветок. Следов продолжения проводящей системы оси соцветия выше места отхождения второго цветка не отмечено. Васкуляризация верхнего цветка – такая же, как в нижнем цветке. Всего на серийных микротомных срезах изучено 6 соцветий со свободными цветками *R. maritima* (рис. 52, А) и 6 соцветий со свободными цветками *R. cirrhosa* (рис. 53, А).

Васкулатура аномальных соцветий *R. maritima*. Во всех случаях, когда два цветка в соцветии *R. maritima* (Локк и др., 2009, 2011) объединены друг с другом, проводящие пучки ко всем органам (всем тычинкам и всем плодолистикам) отделяются от общего проводящего пучка цветоноса на одном уровне (рис. 52, Б-Г). Это относится и к тем случаям, когда срастание захватывает цветки лишь в небольшой степени, и срастание выражено лишь в том, что развита одна общая для них тычинка, расположенная между двумя соседними цветками (а не две, как в нормальном соцветии). Особенность некоторых соцветий с одной общей тычинкой между двумя цветками состоит в том, что две теки этой тычинки могут сидеть на отдельных ножках. В этом случае в каждую из таких ножек входит отдельный проводящий пучок. Всего на серийных микротомных срезах изучено 6 соцветий со сросшимися цветками.

Васкулатура аномальных соцветий *R. cirrhosa*. В случае, когда соседние теки верхней тычинки и нижней тычинки второго снизу цветка срастаются в единую структуру, васкулатура соцветия от васкулатуры соцветия типичного строения не отличается (Локк, 2012). Однако общая для двух тычинок тека из трех микроспорангиев имеет два связника, и, следовательно, к ней подходит с разных сторон два проводящих пучка (рис. 51, А, Б).

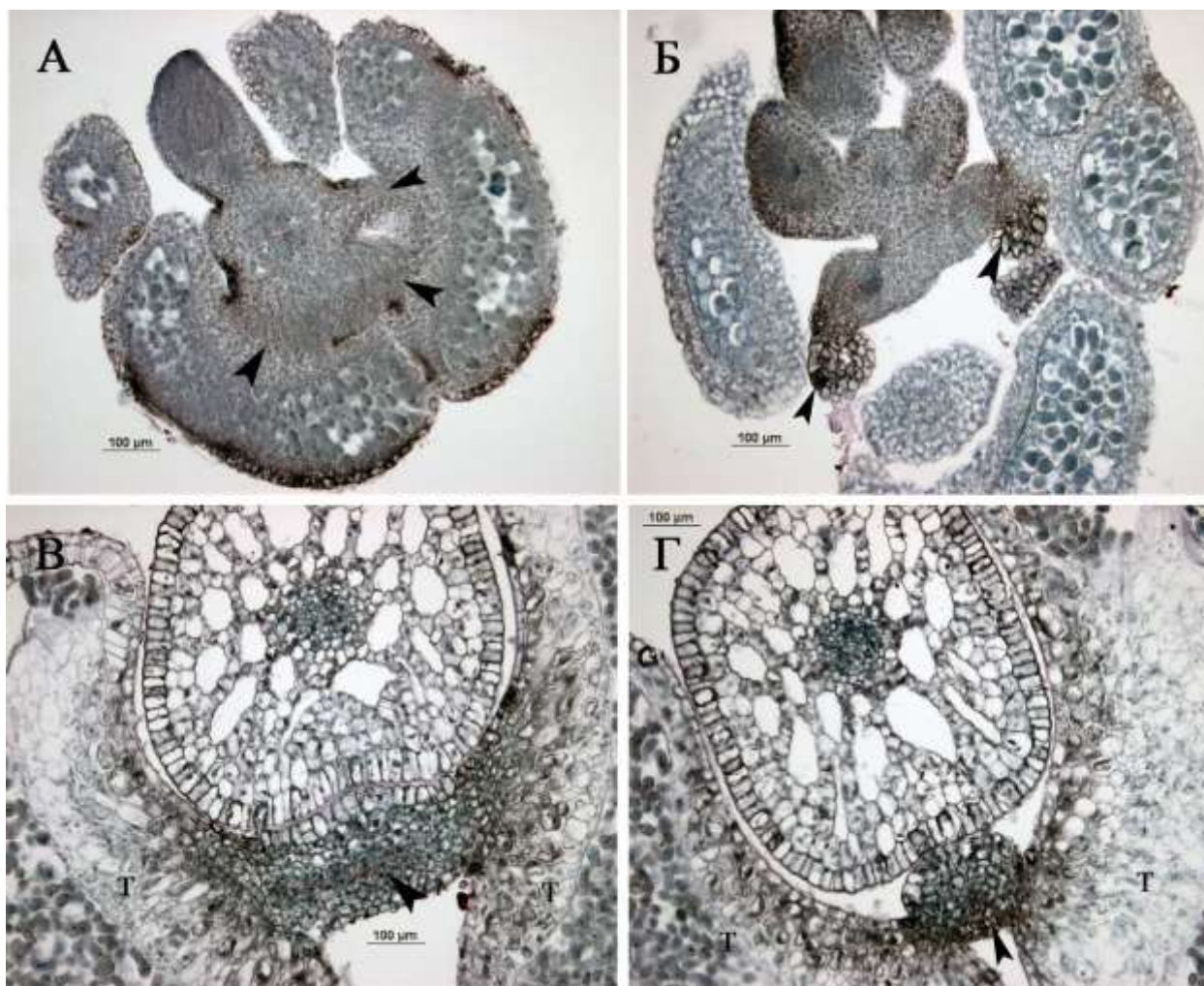


Рисунок 50. Фотографии поперечных срезов соцветий *R. cirrhosa* (часть 1).

А – на срезе видны плодолистик сверху и две теки одной тычинки, к одной из которых подходит два связника, а к другой один, но широкий связник (на связники указывают стрелки). Б – виден связник, к которому с двух сторон прикрепляются две чешуйки, на них указывают стрелки. В – видны ось соцветия с концентрическим пучком в центре и связник, соединяющий две теки тычинки, внутри связника видна проводящая система (стрелка указывает на проводящий пучок связника). Г – видны ось соцветия с концентрическим пучком в центре и основание чешуйки (указана стрелкой) между двумя теками. Условные обозначения: т – тека.

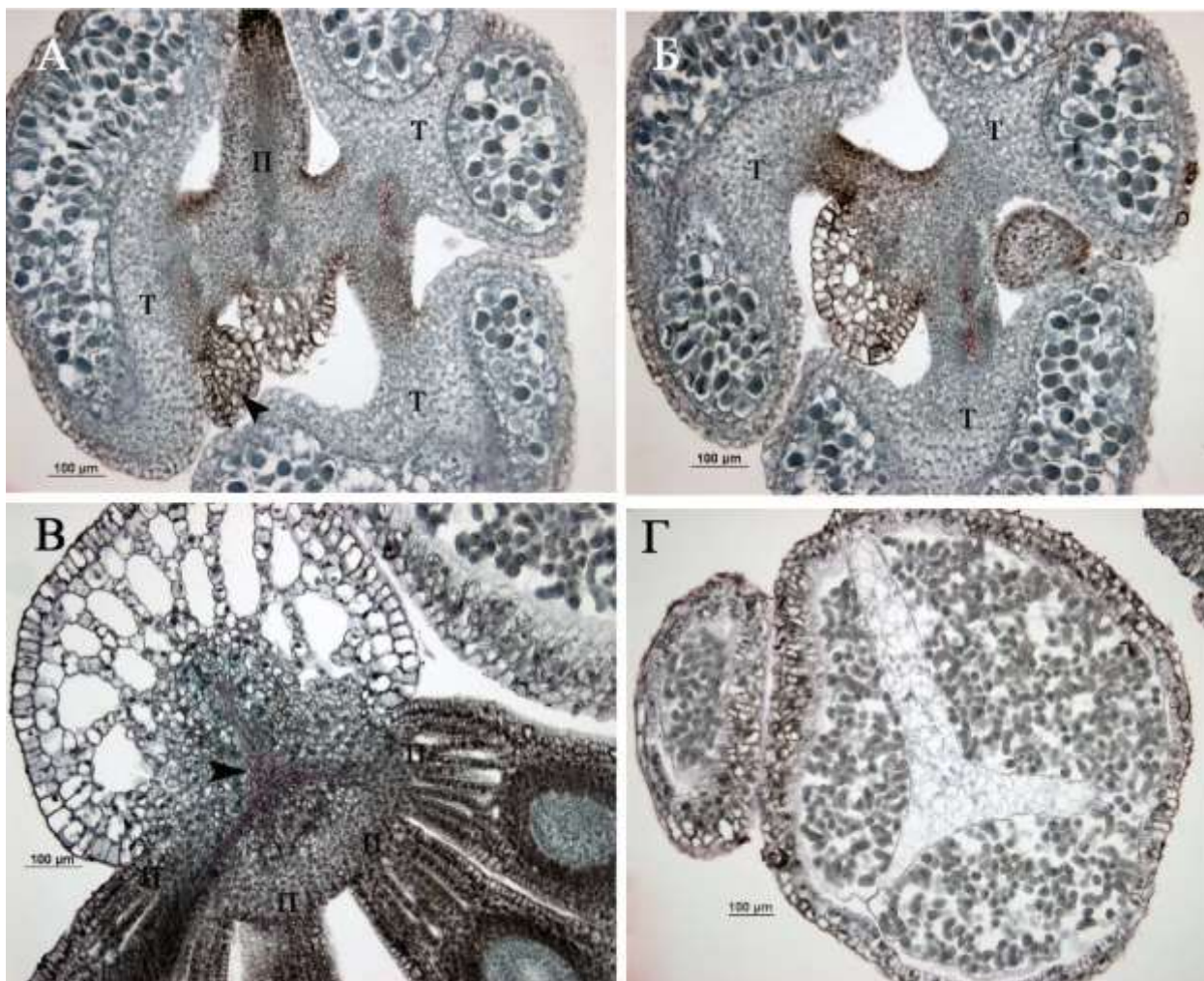


Рисунок 51. Фотографии поперечных срезов соцветий *R. cirrhosa* (часть 2).

А – виден плодolistик и три теки, заметен раздвоенный связник, соединяющий две теки между собой и ось соцветия, и чешуйка (вид сбоку, показана стрелкой). Б – то же самое соцветие, что и на А, срез прошел немного ниже, видно, что каждая тека сидит на собственной ножке, заметен другой центр плодolistиков. В – поперечный срез на уровне отхождения бокового цветка, от оси соцветия отходит перпендикулярно пучок в боковой цветок (показан стрелкой), от которого ответвляются четыре тяжа в плодolistики. Г – тека с тремя микроспорангиями. Условные обозначения: т – тека, п – плодolistик.

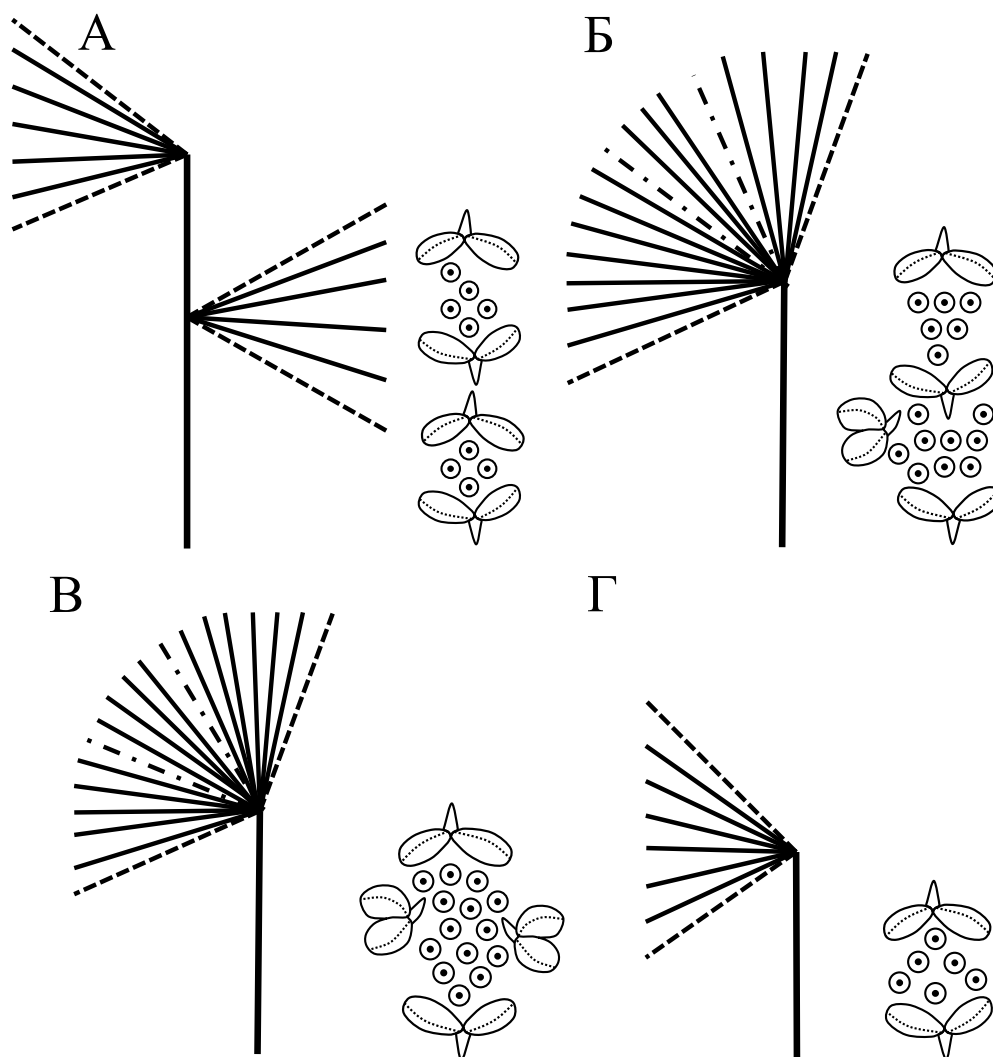


Рисунок 52. Схемы проводящей системы соцветий и их диаграммы у *R. maritima*.

А – от оси соцветия практически перпендикулярно отходит пучок в нижний цветок. От этого пучка отходят тяжи, идущие в плодолистики и тычинки. Ось соцветия с проводящим пучком в центре продолжается выше места отхождения первого цветка и постепенно переходит в пучок, входящий в верхний цветок. Следов продолжения проводящей системы оси соцветия выше места отхождения второго цветка не отмечено. Васкуляризация верхнего цветка – такая же, как в нижнем цветке. Б-Г – проводящие пучки ко всем органам (всем тычинкам и всем плодолистикам) отделяются от общего проводящего пучка цветоноса на одном уровне. Условные обозначения: черная сплошная толстая линия – проводящий пучок в оси соцветия; пунктирная линия – проводящие пучки, иннервирующие тычинки нормальные тычинки; штрихпунктирная линия – проводящие пучки, идущие в латеральные или сросшиеся тычинки; тонкая сплошная линия – проводящие пучки, иннервирующие плодолистики.

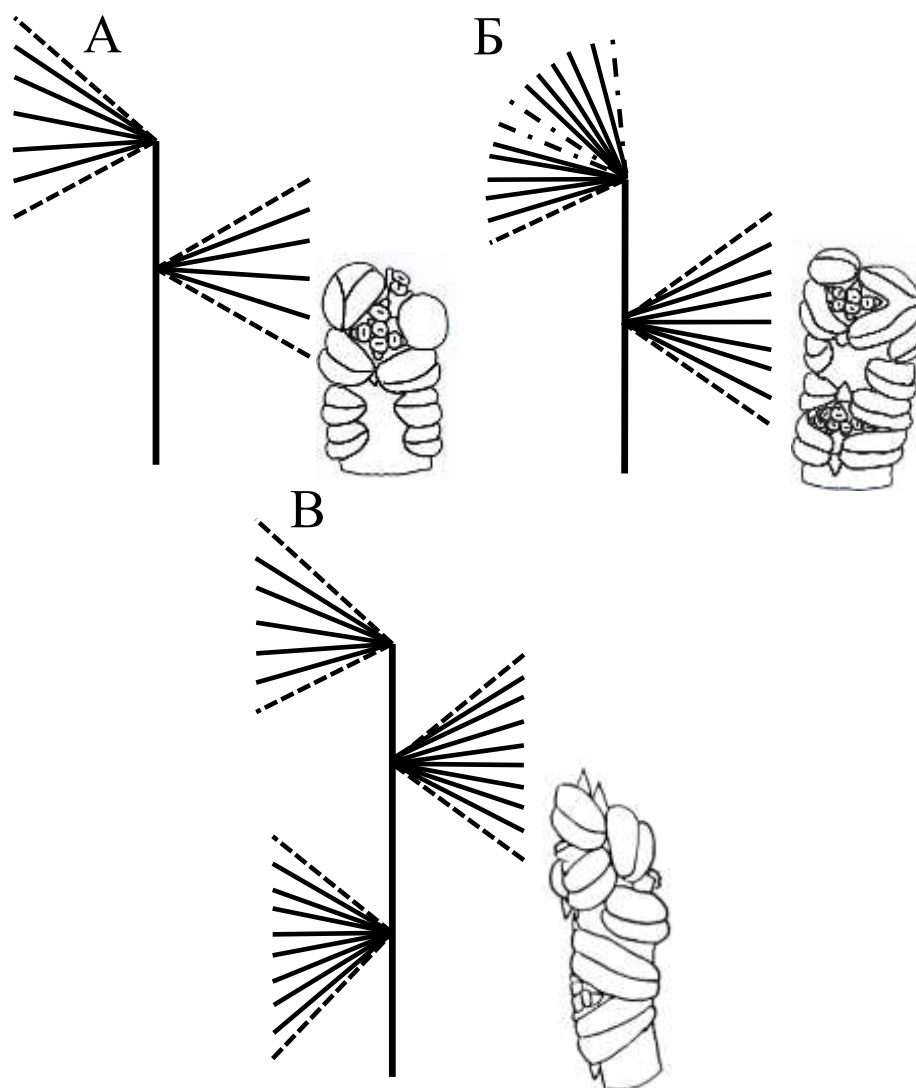


Рисунок 53. Схемы проводящей системы соцветий и их диаграммы у *R. cirrhosa*.

А – от оси соцветия практически перпендикулярно отходит пучок в нижний цветок. От этого пучка отходят тяжи, идущие в плодолистики и тычинки. Ось соцветия с проводящим пучком в центре продолжается выше места отхождения первого цветка и постепенно переходит в пучок, входящий в верхний цветок. Следов продолжения проводящей системы оси соцветия выше места отхождения второго цветка не отмечено. Васкуляризация верхнего цветка – такая же, как в нижнем цветке. Б – васкулатура соцветия со недоразделившимися цветками на верхушке сходна с таковой типичного соцветия, но в верхние сросшиеся цветки тяжи отходят от общего центра. В – васкулатура соцветия с тремя свободными цветками. Рядом со схемами проводящей системы, расположены рисунки соцветий (один из многих вариантов), которые имеют такую проводящую систему. Условные обозначения: черная сплошная толстая линия – проводящий пучок в оси соцветия; пунктирная линия – проводящие пучки, иннервирующие тычинки нормальные тычинки; штрихпунктирная линия – проводящие пучки, идущие в латеральные или сросшиеся тычинки; тонкая сплошная линия – проводящие пучки, иннервирующие плодолистики.

В более сложных случаях при наличии трех центров плодолистиков (Локк, 2012) или сложносоставной верхней тычинки второго снизу цветка васкулатура сходна с васкулатурой соцветия с двумя цветками (рис. 53, Б). В нижней цветок перпендикулярно оси соцветия отходит пучок, от которого затем отделяются тяжи к тычинкам и плодолистикам, а дальше ось соцветия продолжается вверх и постепенно переходит в пучок, входящий в сросшиеся цветки, от него отходит большое количество тяжей к тычинкам, обоим центрам плодолистиков. Если теки тычинок сидят на отдельных ножках, то в каждую входит отдельный пучок. Может быть так, что у одной тычинки 2, или даже 3 связника (рис. 50, А), тогда в каждый из них входит пучок. Также к таким сложным сросшимся тычинкам может относиться от 1 до 3 чешуек (рис. 50, Б).

Васкулатура соцветия с тремя цветками сходна с васкулатурой соцветия типичного строения (Локк, 2012). От оси соцветия к каждому цветку отходит пучок, от которого затем отходят тяжи к тычинкам и плодолистикам (рис. 53, В).

Всего на серийных микротомных срезах изучено 7 соцветий с необычным строением.

Морфогенез соцветий. Данные по морфогенезу соцветий *R. maritima*. На рис. 54 изображены ранние стадии морфогенеза соцветий со свободными цветками. На самой ранней из изображенных стадий (рис. 54, А) видны примордии нижнего и верхнего цветка. Судя по тому, что они достаточно хорошо отграничены друг от друга, далее из такой структуры должно развиваться соцветие со свободными цветками (Локк и др., 2011). Ни на этой, ни на более поздних стадиях нет никаких следов кроющих листьев цветков. В соцветии, изображенном на рис. 54, Б, можно видеть стадию заложения тычинок. Молодой цветок на этой стадии имеет в плане почти четырехугольную форму. Примордии двух тычинок, которые пока еще только намечаются, расположены в медианной плоскости, сильно вытянуты в трансверзальном направлении и вместе занимают почти всю поверхность цветка. В соцветии, изображенном на рис. 54, В, тычинки уже ясно отграничены от других частей цветка. Здесь же видно заложение гинецея. Первыми закладываются два плодолистика, расположенные трансверзально (то есть, чередуясь с тычинками). В центре нижнего цветка находится еще не дифференцированная на примордии отдельных плодолистиков меристема цветка. На рис. 54, Г изображено соцветие, в котором тычинки дифференцированы на связник и две теки. У верхних тычинок начал дифференцироваться придаток. У нижних тычинок на этой стадии придаток еще не заложен, он формируется немного позднее.

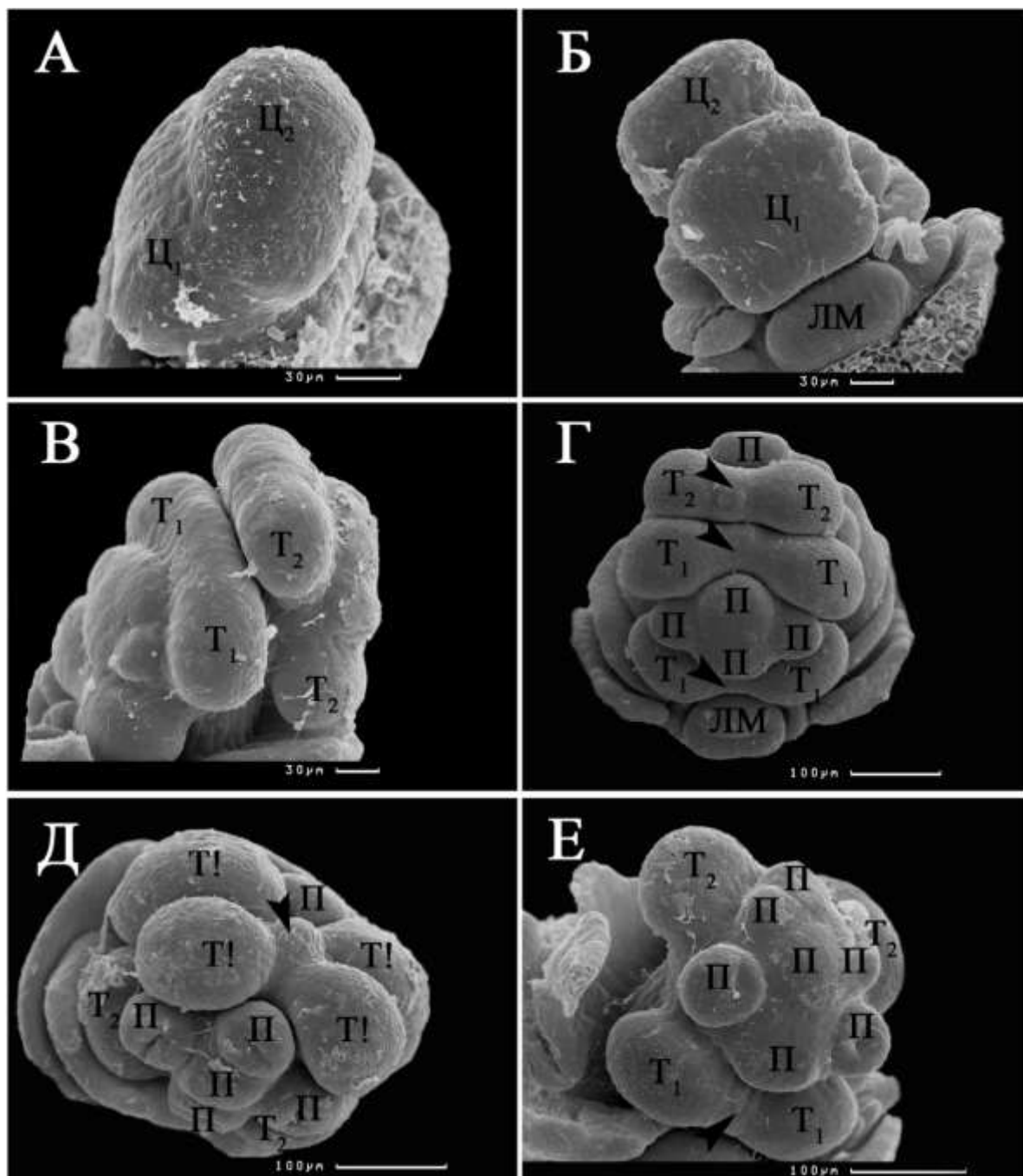


Рисунок 54. Морфогенез соцветий *R. maritima*.

А-Г – соцветия с двумя свободными цветками, Д, Е – соцветия со сросшимися в разной степени цветками. А – заложение примордиев двух цветков. Б – заложение примордиев тычинок. В – заложение примордиев трансверзальных плодолистиков. Г – заложение примордиев медианных плодолистиков и примордиев чешуек на тычинках. Д – развитие цветков, сросшихся между собой тычинкой. Е – развитие полимерной терминальной структуры, получившейся в результате срастания (недоразделения двух цветков). Условные обозначения: Ц₁ – нижний цветок, Ц₂ – верхний цветок, ЛМ – латеральная меристема, Т₁ – тека тычинки нижнего цветка, Т₂ – тека тычинки верхнего цветка, Т! – тека сросшейся тычинки, П – плодолистики, черная стрелка показывает на место закладки чешуйки.

На рис. 54, Г в гинецее нижнего цветка формируется 4 плодолистика. Два трансверзальных плодолистика находятся на более поздней стадии морфогенеза, чем два медианных плодолистика. Позже плодолистики принимают типично асцидиатную форму. На рис. 54, Д изображено молодое соцветие, в котором объединение двух цветков выражено только в частичном срастании их верхних тычинок. Это срастание особенно ярко проявляется в том, что у двух тычинок сформировался один общий придаток. Соцветие, изображенное на рис. 54, Е, находится на немного более поздней стадии морфогенеза, чем соцветие на рис. 54, Д. В соцветии на рис. 54, Е два цветка почти полностью объединены друг с другом. У каждого из цветков развита только одна (нижняя) тычинка. На этой стадии морфогенеза тычинки еще не имеют придатков. В гинецее два плодолистика, чередующихся по радиусам с двумя тычинками (принадлежащими разным цветкам!), судя по всему, заложились первыми. Во всяком случае, они находятся на относительно поздней стадии морфогенеза, так как их асцидиатная природа уже хорошо выражена. Отнесение этих плодолистиков к одному из двух цветков едва ли возможно.

Данные по морфогенезу соцветий *R. cirrhosa*. Морфогенез соцветия *R. cirrhosa* с двумя цветками сходен с морфогенезом соцветия со свободными цветками *R. maritima* (рис. 55). Сначала видны примордии верхнего и нижнего цветка (рис. 55, А), затем намечаются тычинки, расположенные в медианной плоскости (рис. 55, Б). Начинает образовываться чешуйка (рис. 55, В); отметим, что чешуйка верхней медианной тычинки верхнего цветка у некоторых соцветий закладывается широким примордием на ранних стадиях развития (рис. 55, В, Г). На этой же стадии мы видим, что сначала закладываются трансверзальные плодолистики, медианные лишь слегка обозначены (рис. 55, В). Также у некоторых соцветий в верхнем цветке участок меристемы, на котором образуются плодолистики, занимает большое пространство и закрывает ось соцветия, поэтому, кажется, что верхний цветок занимает терминальное положение (рис. 55, Г).

На рис. 56, А, Б изображено соцветие с тремя цветками, здесь средний и верхний цветок срослись между собой верхними медианными тычинками: виден единый примордий в виде изогнутого полукольца. В центре каждого цветка имеется отграниченный участок меристемы, из которого разовьются плодолистики.

На рис. 56, В мы видим другой вариант срастания верхних медианных тычинок верхнего и среднего цветка. Здесь массив меристемы, из которого разовьются аномальные тычинки, представлен в виде буквы Х. На этой стадии невозможно предсказать, какое число чешуек будет у этих аномальных тычинок.

На рис. 56, Г представлено также соцветие с тремя цветками, у самого верхнего цветка срослись теки соседних тычинок. Насколько сильно это срастание, судить пока невозможно, так как пока еще не дифференцированы чешуйки, и верхняя и нижняя медианная тычинки представлены пока единым массивом ткани, образующим полукольцо. У нижнего цветка мы видим самую начальную стадию закладки чешуйки.

На рис. 56, Д изображено соцветие с тремя свободными цветками. Верхние медианные тычинки верхнего и среднего цветка чуть меньше нижних медианных тычинок этих цветков. На этой стадии видно начало заложения чешуек и трансверзальных плодолистиков.

На рис. 56, Е представлено соцветие с тремя цветками, где верхние медианные тычинки верхнего и среднего цветка срослись текой, однако чешуек образовалось две. Отметим, что тычинки, хотя и сформировавшиеся, еще очень маленького размера и чешуйки на их фоне кажутся большими. Вполне возможно, что чешуйки, хотя и закладываются немного позже тычинок, но на более поздних стадиях развития начинают опережать тычинки. Форма чешуек пока еще шарообразная. При развитии гинецея происходит сначала закладка трансверзальных плодолистиков, затем медианных, а потом в диагональном направлении еще один плодолистик. Асцидиатная форма плодолистиков хорошо видна, но еще плохо выражен вырост на спинной стороне плодолистиков, практически не выражено рыльце.

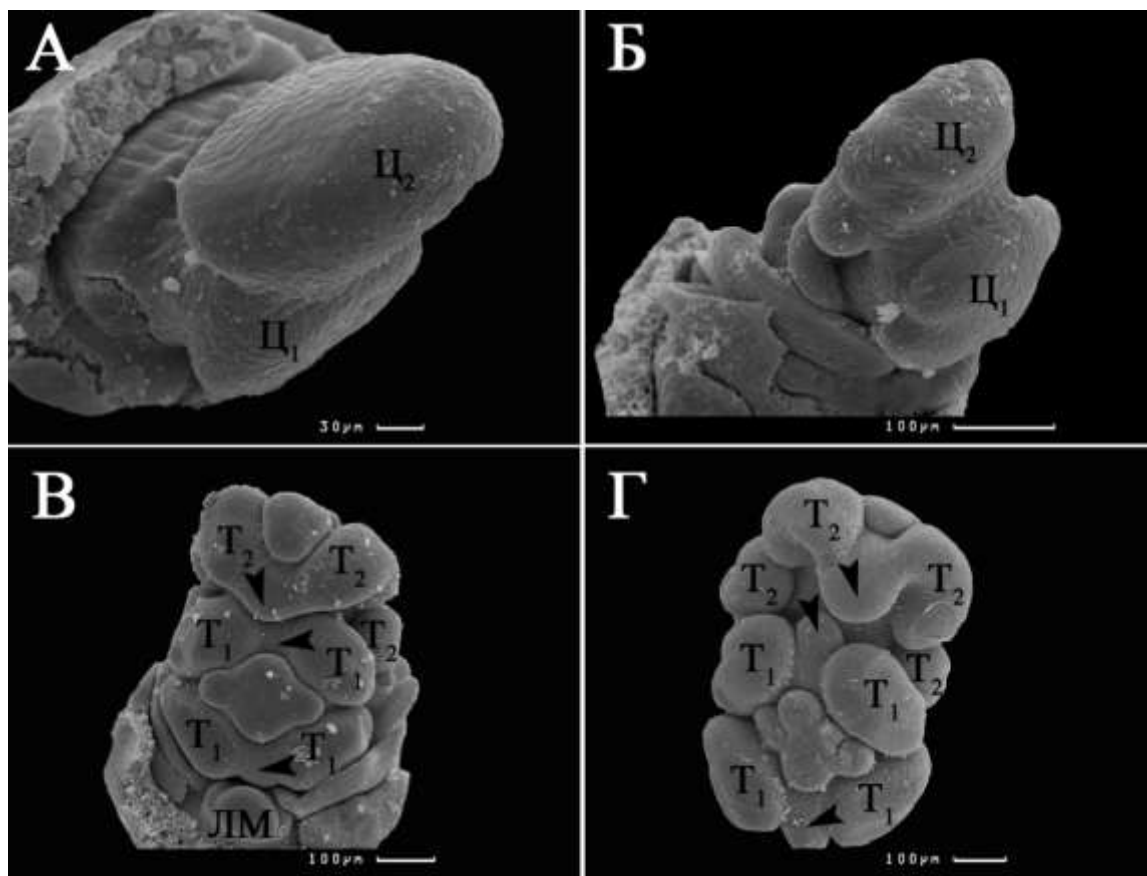


Рисунок 55. Морфогенез соцветий с двумя свободными цветками *Ruppia cirrhosa*.

А – заложение примордиев двух цветков. Б – заложение примордиев тычинок. В – заложение примордиев трансверзальных плодолистиков и примордиев чешуек на тычинках (чешуйки закладываются раньше, чем у *R. maritima*). Г – заложение примордиев медианных плодолистиков, удлинение чешуек. Условные обозначения: Ц₁ – нижний цветок, Ц₂ – верхний цветок, ЛМ – латеральная меристема, Т₁ – тека тычинки нижнего цветка, Т₂ – тека тычинки верхнего цветка, черная стрелка показывает на место закладки чешуйки.

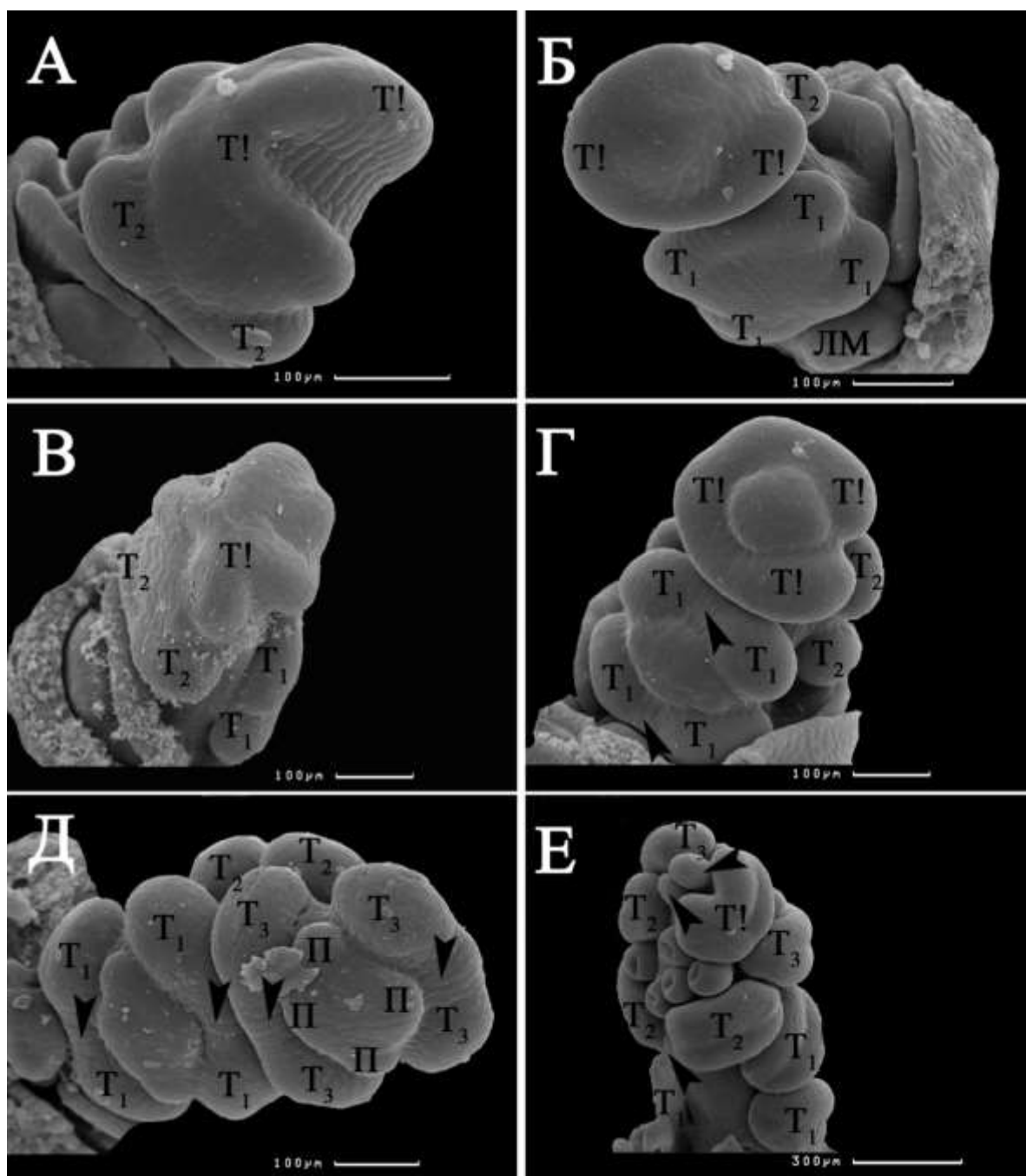


Рисунок 56. Морфогенез соцветий *R. cirrhosa* с тремя цветками.

А, В – два верхних цветка соцветия срослись тычинками. Б, Г – в верхнем цветке тычинки срослись и представлены одним изогнутым примордием. А-В – соцветия с цветками на стадии заложения примордиев тычинок. Д – морфогенез соцветия с тремя нормальными цветками на стадии отделения примордиев латеральных плодолистиков и дифференциации чешуйки. Е – два верхних цветка срослись участками тычинок, цветки с уже сформированными зачатками плодолистиков и крупными чешуйками. Условные обозначения: ЛМ – латеральная меристема, Т₁ – тека тычинки нижнего цветка, Т₂ – тека тычинки второго снизу цветка, Т₃ – тека тычинки третьего снизу цветка, Т! – тека сросшейся тычинки, П – плодолистик, черная стрелка показывает на место закладки чешуйки.

Раздел 3.4. *Arabidopsis thaliana*

Общая морфология растения. Дикий тип (экотип *Columbia*). Растение дикого типа *A. thaliana* состоит из укороченной части побега с розеточными листьями, удлиненной части побега со стеблевыми листьями и верхушечного соцветия, представляющего собой открытую эбрактеозную кисть. В пазухах розеточных и стеблевых листьев могут возникать почки, из которых развиваются дополнительные соцветия (паракладии) (рис. 57, А).

Для однозначности понимания дальнейших описаний, главную ось 1 порядка мы будем называть ось типа 1; побеги, образующиеся в пазухах листьев на удлиненной части главной оси, - ось типа 2у; побеги, образующиеся в пазухах листьев на побегах 2у, - ось типа 3у; побеги, образующиеся в пазухах розеточных листьев на укороченной части главного побега – ось типа 2р; побеги в пазухах листьев на побегах 2р – ось типа 3р (рис. 57, А).

В состав соцветия у растений дикого типа входит около 40 цветков, имеющих типичное для крестоцветных строение. Образование новых цветков на верхушке соцветия происходит долгое время: создается непрерывный континуум между зрелыми вскрытыми плодами в нижней части соцветия и новыми флоральными примордиями на верхушке в пределах одного соцветия. К моменту окончания работы меристемы соцветия постепенно начинает образовываться разрыв, когда около 6 верхних цветков останавливаются на разных стадиях своего развития (самый взрослый представлен маленьким бутонем), а все нижележащие цветки продолжают свое развитие и превращаются в зрелые плоды (рис. 111, Г, Д).

У растений дикого типа *A. thaliana* к моменту замирания меристем оси типа 1 и некоторых осей типа 2у на оси типа 1 число узлов достигает пределов 39-47 (среднее и стандартное отклонение- $42,5 \pm 3,1$), где число стеблевых листьев 1-3, число плодов 24-37, а число цветков/бутонов 6-13. На осях типа 2у число узлов варьирует в пределах 28-40 (среднее - $35,4 \pm 3,9$), где число стеблевых листьев – 2-4, число плодов 16-32, число цветков/бутонов 5-12. На оси типа 3у число узлов варьирует в пределах 9-23 (среднее - $15,5 \pm 4,2$), где число стеблевых листьев 0-2, число плодов 0-14, число цветков/бутонов 6-16. На осях типа 2р число узлов варьирует в пределах 14-43 (среднее - $34,5 \pm 6,9$), где число стеблевых листьев 2-4, число плодов 10-31, число цветков 5-12. На осях типа 3р число узлов варьирует в пределах 4-25 (среднее - $12,9 \pm 4,9$), где число стеблевых листьев 0-5, число плодов 0-16, число цветков 3-15. При подсчете числа плодов на осях разных порядков были отмечены достаточно частые случаи отклонений от спирального филлотаксиса в сторону супротивного (иногда невозможно было определить, какой из

цветков находился ниже), один раз был встречен случай с очень маленьким углом дивергенции между соседними плодами (плоды располагались практически на одной прямой). Все вышеперечисленные данные получены на основе изучения 10 растений, то есть 10 осей типа 1, 19 осей типа 2у, 43 оси типа 3у, 19 осей типа 2р, 60 осей типа 3р.

Мутанты по генам *TFL1* и *TFL2*. У мутантов *A. thaliana* по генам *TFL1* и *TFL2* образуется соцветие с небольшим числом цветков (не более 8 на соцветии главной оси), которые могут сидеть в пазухе брактеей, и с терминальным цветком (рис. 57, Б; рис. 58). Брактеи могут быть хорошо развитыми, иногда имеет место эпифильный сдвиг (рис. 59, А) или редуцированными до нитчатых структур (рис. 59, Б-В), на которых встречаются ветвящиеся и неветвящиеся волоски, а иногда и рыльцевые папиллы. Также в месте отхождения бокового цветка от оси изредка можно видеть волосок с небольшой головкой при отсутствии типичной брактеей. Если брактеей нет, то в месте отхождения бокового цветка от главной оси заметна небольшая складка. У растений дикого типа таких складок обнаружено не было.

Общее число розеточных листьев меньше, чем в диком типе, и полный цикл развития происходит быстрее. Обычно образуется два-три паракладия в пазухах розеточных листьев, в то время как в пазухах стеблевых листьев паракладиев нет или образуется один паракладий (рис. 57, Б), поэтому мы остановили свое внимание на изучении и сравнении оси типа 1 и оси типа 2р, у одного мутанта *tfl1-13* удалось получить данные и по оси типа 3р. Отметим, что на паракладиях, в отличие от растений дикого типа, развивается больше цветков, чем на главной оси и по длине паракладии превосходят главную ось. Некоторые общие характеристики целых растений у каждого мутанта отдельно, приведенными в табл. 15 (см. приложение).

Периодически у изученных мутантов наблюдаются сбои в филлотаксисе, причем они могут идти как с сохранением, так и изменением направления генетической спирали. Сбои могут проявляться в двух вариантах: в угле 90° и меньше между соседними цветками (иногда создается ощущение, что цветки практически сидят на одной ортостихе) или в «слишком тупом» угле более 137° (в ряде случаев – более 180°).

Мутант по гену *tfl2-1* развивается быстрее, чем мутант по гену *tfl1-2*. Оставшиеся мутанты *tfl1* можно выстроить в ряд с увеличением числа дней необходимых для терминации главной оси: *tfl1-14*, *tfl1-13*, *tfl1-11*, *tfl1-12*. Отметим, что семена *tfl1-12* обладали очень плохой всхожестью и были заметно меньше семян остальных мутантов, часть растений погибала на стадии проростков или после образования терминальной структуры на главной оси без образования каких-либо паракладиев. В связи с этими особенностями мы остановились на изучении только главной оси данного мутанта.

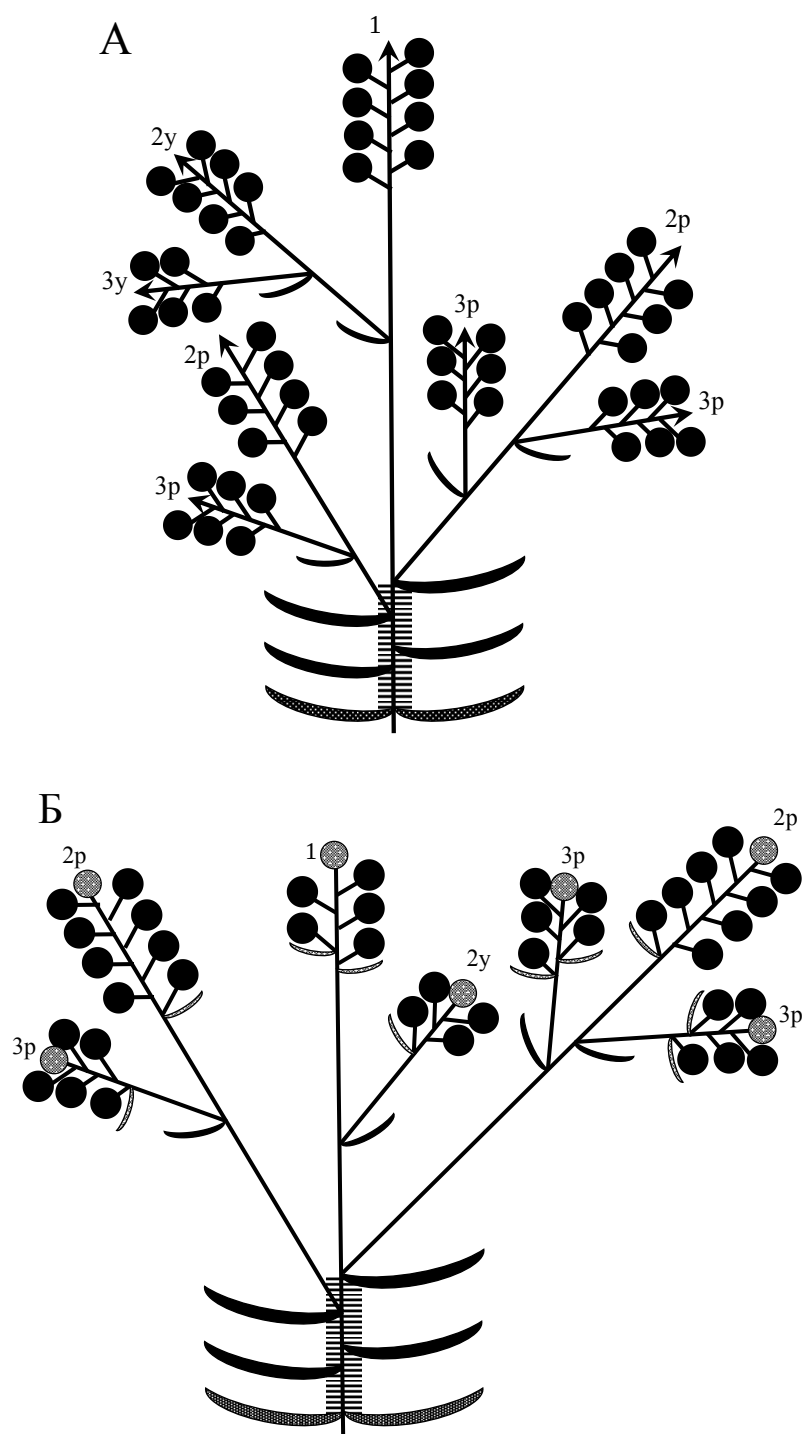


Рисунок 57. Схемы соцветий дикого типа и мутантов по генам *TFL1* и *TFL2*.

А – схема соцветия дикого типа (экотип *Columbia*). Б – обобщенная схема соцветия мутантов по генам *TFL1/TFL2*. Условные обозначения: – семядоля, – лист, – стеблевой лист, – брактя, – боковой цветок, – терминальный цветок, стрелка – открытая ось соцветия, горизонтальная штриховка – укороченный побег, 1 – главная ось, 2у – паракладий в пазухе стеблевого листа, 3у – соцветие 3 порядка на оси типа 2у, 2р – паракладий в пазухе розеточного листа, 3р – соцветие 3 порядка на оси типа 2р.

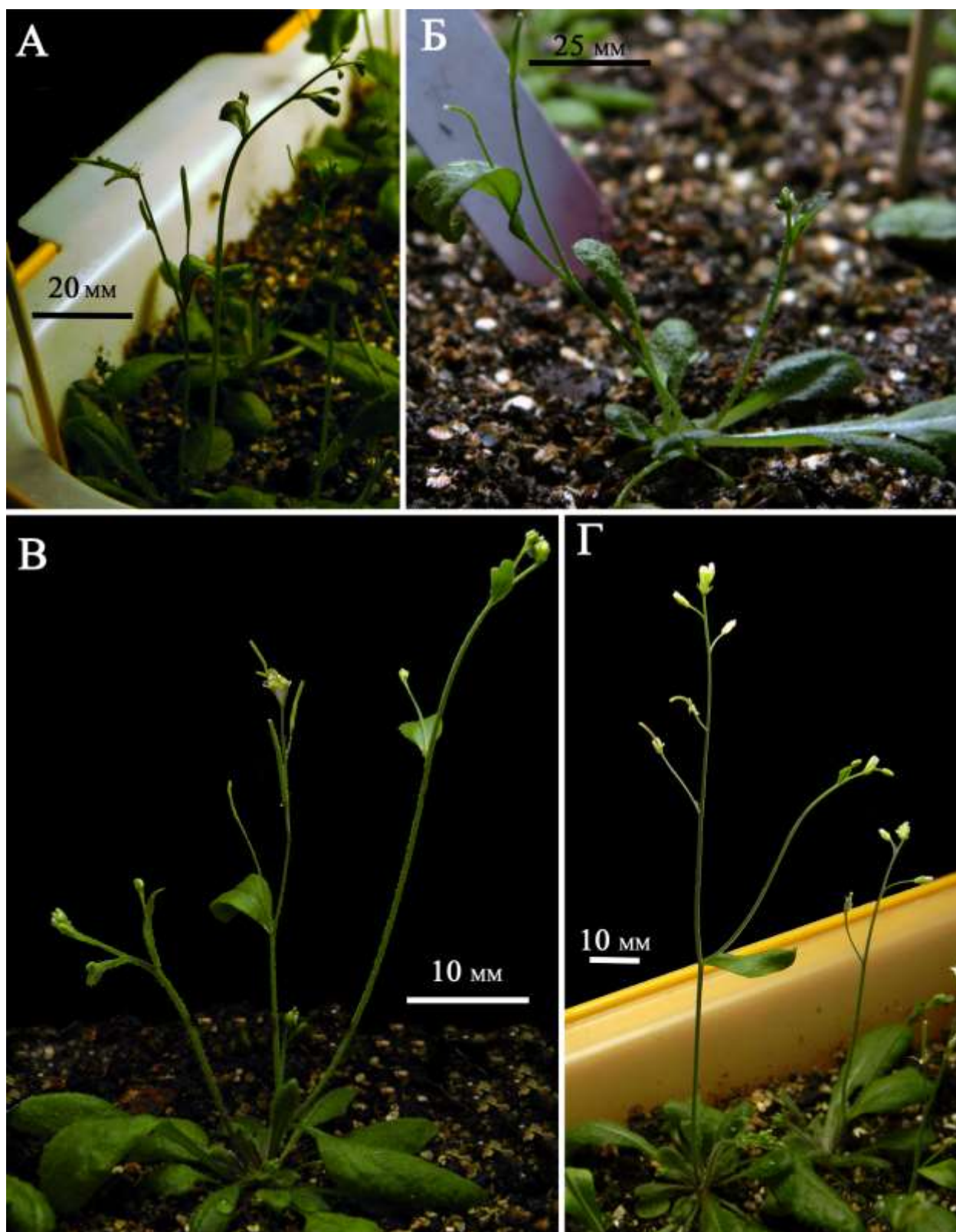


Рисунок 58. Внешний вид мутантов *tfl1-11*, *tfl1-12*, *tfl1-13*, *tfl1-14*.

А – мутант *tfl1-12*. Б – мутант *tfl1-14*. В - мутант *tfl1-11*, видно, что паракладии из розеток длиннее главной оси. Г - мутант *tfl1-13*.

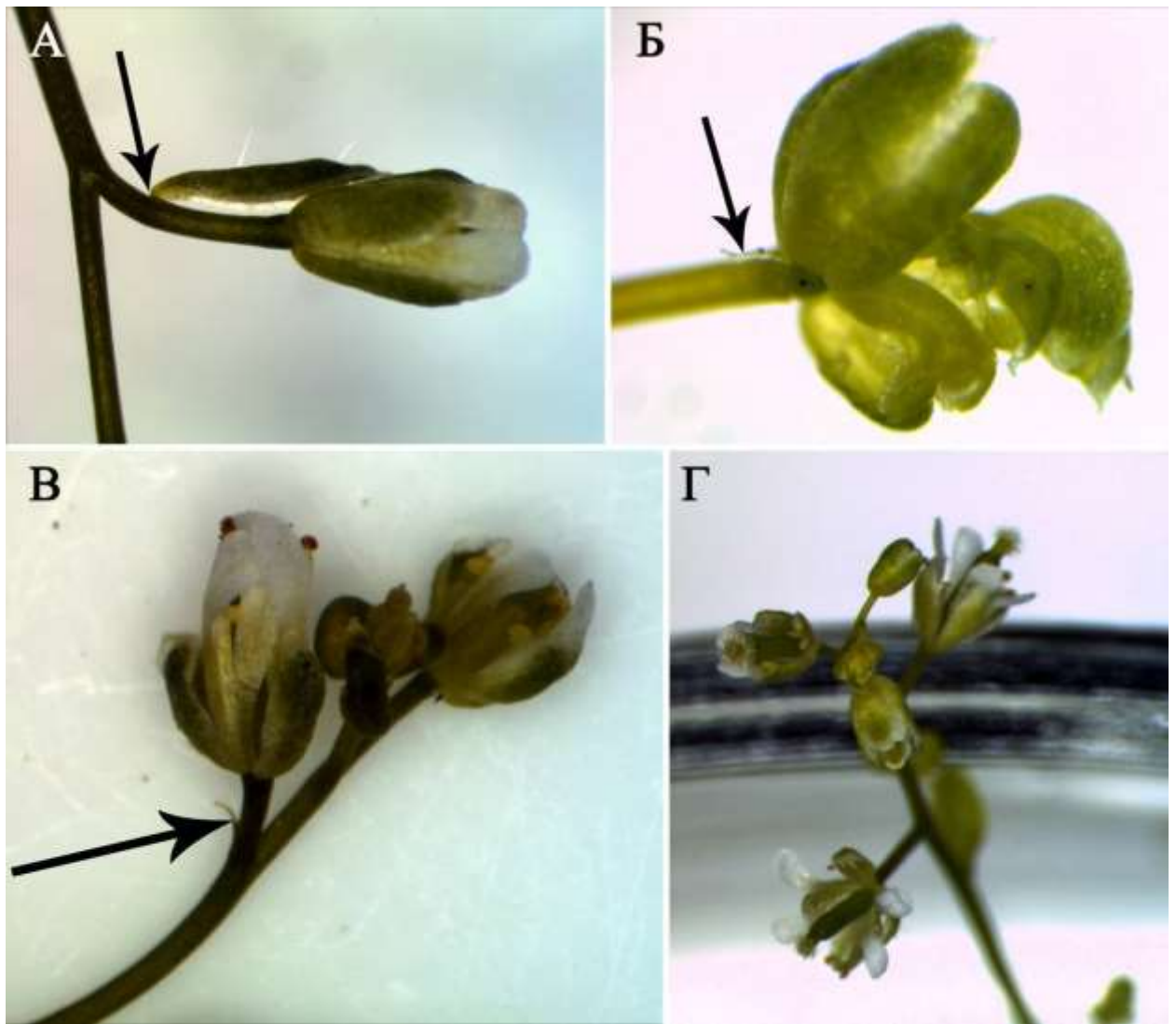


Рисунок 59. Разные виды брактеей и верхушка соцветия у мутанта *tfl2-1*.

А – боковой цветок с брактеей, где цветоножка приросла к брактее (эпифильный сдвиг, показан стрелкой). Б-В – нитчатые структуры на месте брактеей (показаны стрелкой). Г – общий вид верхушки соцветия.

Морфология цветков. У мутантов *A. thaliana* по генам *TFL* в состав цветков входят не только типичные органы, свойственные цветкам крестоцветных, но и аномальные раскрытые плодолистики, сросшиеся тычинки (один пыльник у двух тычиночных нитей и наоборот на одной тычиночной нити сидят два пыльника), «гибридные» органы (Лодкина, 1983), промежуточные между чашелистиком и лепестком, между чашелистиком и тычинкой, между чашелистиком и плодолистиком, между лепестком и тычинкой, между тычинкой и плодолистиком. Можно встретить и тройные «гибридные» органы между чашелистиком, лепестком и тычинкой, между чашелистиком, тычинкой и плодолистиком и структуры в виде ниточек и трубочек. Отметим, что нами при изучении фактического материала выявлены не все теоретически возможные «гибридные» органы. Нами не встречены ни у одного изученного мутанта такие варианты, как «гибридный» орган между лепестком и плодолистиком и тройные «гибридные» органы между лепестком, тычинкой и плодолистиком и между чашелистиком, лепестком и плодолистиком.

Приведем краткое описание морфологических особенностей типичных (данные получены при изучении дикого типа и мутанта *tfl1-11*, в качестве примера) и «гибридных» (данные получены при изучении мутантов по генам *TFL*) органов, входящих в состав цветков.

Основные органы цветка. Чашелистики зеленого цвета, но по краям бывают белесыми (как на рис. 59, рис. 61 у боковых цветков типичного строения), голые или с простыми не ветвистыми волосками, как на рис. 60, В (отметим, что для типичных листьев *A. thaliana* характерны ветвистые волоски - рис. 60, А). В состав наружной эпидермы чашелистиков входят неправильно расположенные эпидермальные клетки с волнообразной поверхностью, более редко встречающиеся длинные продольные клетки и большое число устьиц (рис. 60, Б, Г). На внутренней стороне в составе эпидермы нет удлиненных клеток и устьиц в диком типе, однако есть устьица у мутанта *tfl1-11* (рис. 60, Д).

Лепестки белые, голые (как на рис. 59, рис. 61 у боковых цветков типичного строения). С обеих сторон эпидерма лепестков состоит из одинаковых конических клеток, вытянутых в радиальном направлении, устьиц нет. У мутантов на анатомических препаратах иногда можно видеть небольшие полости по краям лепестка.

Тычинки с тонкой тычиночной нитью и желтыми интрорзно вскрывающимися пыльниками (цвет как на рис. 59, рис. 60). Поверхность пыльников покрыта клетками одинаковой формы, на верхушке пыльника есть устьица, как у растений дикого типа *Columbia*, так и у мутанта *tfl1-11* изученного для примера (рис. 60, Е).

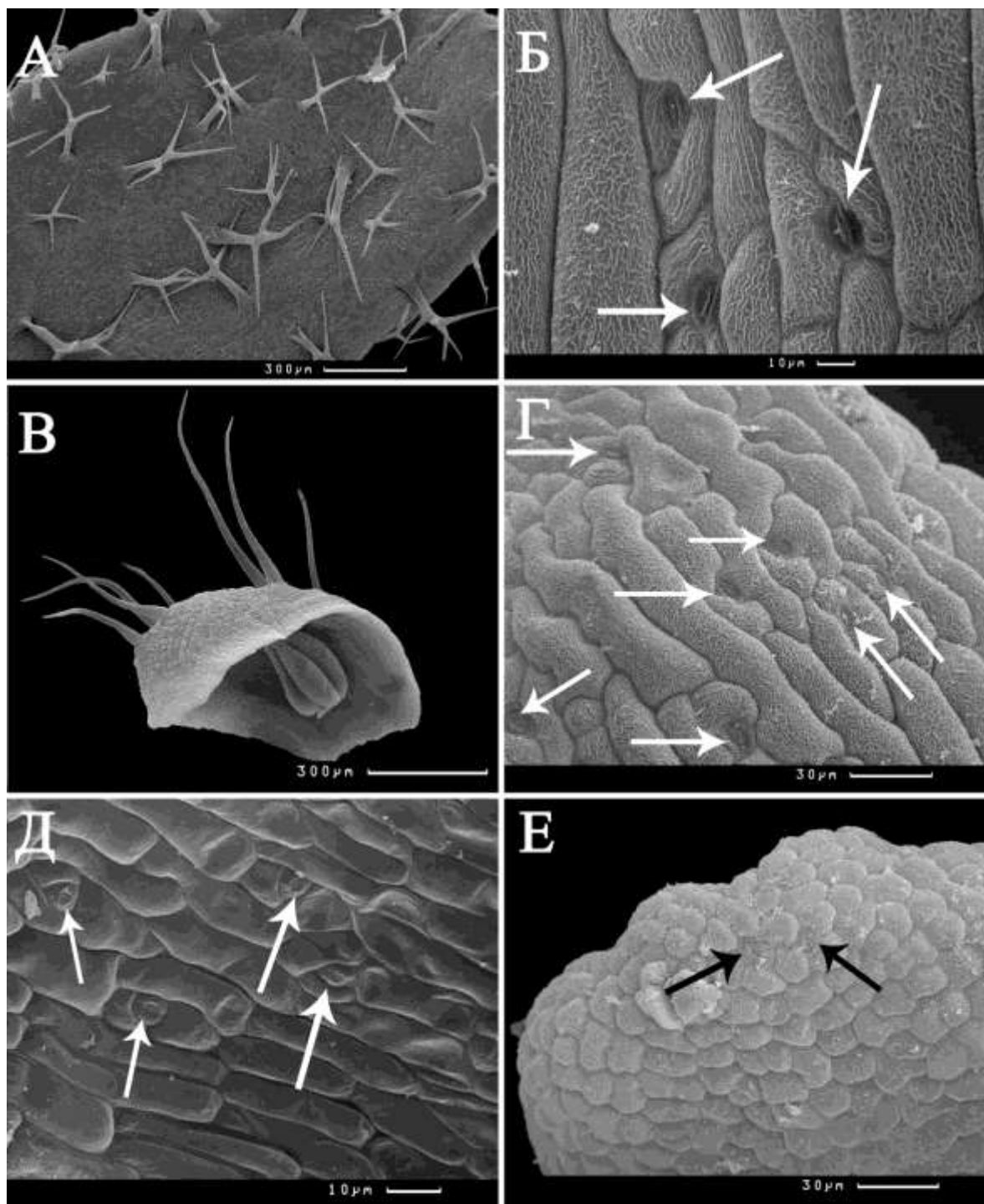


Рисунок 60. Поверхность некоторых органов цветка у дикого типа и мутанта *tfl1-11 A. thaliana*.

А – дикий тип (экотип *Columbia*). В-Е – мутант *tfl1-11*. А – верхняя поверхность листа с ветвистыми волосками. Б – наружная поверхность чашелистика с хорошо выраженными устьицами и удлинёнными клетками с волнообразной поверхностью. В – внешний вид чашелистика с простыми волосками. Г – наружная сторона чашелистика с устьицами и вытянутыми клетками с волнообразной поверхностью. Д – внутренняя сторона чашелистика мутанта *tfl1-11* с устьицами, которые нехарактерны дикому типу. Е – верхушка пыльника тычинки с устьицами на верхушке. Условные обозначения: стрелки указывают на устьица.

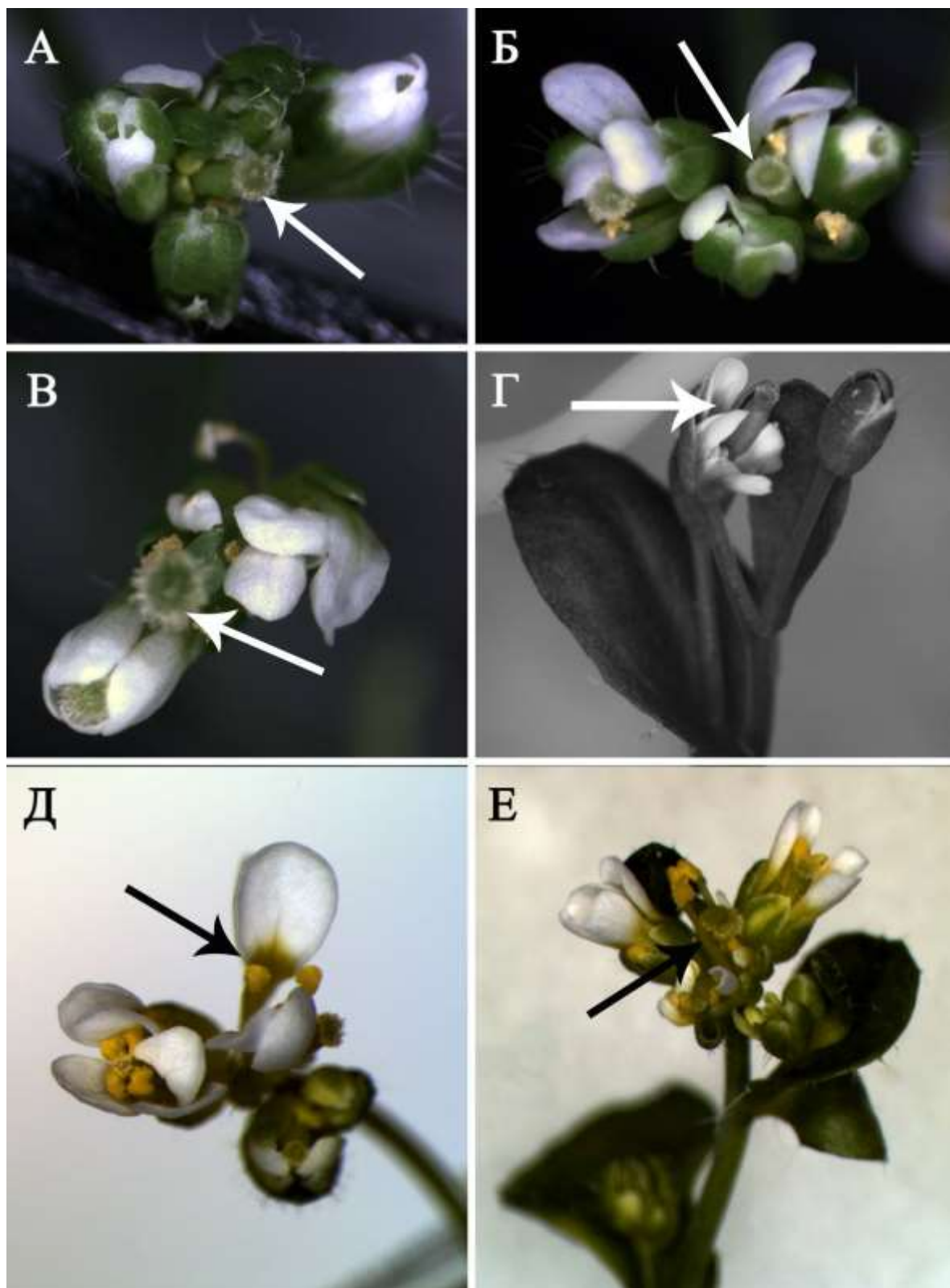


Рисунок 61. Верхушки соцветий у мутантов *tfl1-11*, *tfl1-12*, *tfl1-13*, *tfl1-14* и *tfl1-2*.

А-Г – верхушки соцветий у мутантов *tfl1-11*, *tfl1-12*, *tfl1-13*, *tfl1-14* соответственно. Д-Е – мутанты *tfl1-2*. Д – соцветие со сближенным терминальным цветком и верхним латеральным цветком. Е – соцветие с терминальным цветком и тремя приближенными к нему боковыми цветками. Условные обозначения: стрелки показывают на терминальный цветок, обедненного строения.

Пестик зеленого цвета, на нем можно увидеть швы, по которым срослись плодолистики рис. 61, Г). Поверхность завязи покрыта вертикально вытянутыми клетками. Есть короткий столбик, на котором располагаются устья. На рыльце есть папиллы.

Нектарники находятся между чашелистиками и тычинками, представлены 8 небольшими бугорками, не васкуляризованы. У изученных мутантов иногда в терминальном цветке встречаются один или несколько нектарников, васкуляризованных одним пучком.

«Гибридные» органы. У «гибридного» органа *между чашелистиком и лепестком* (чш/лп) половина органа окрашена в зеленый цвет, а половина в белый. На сканирующем микроскопе и анатомических препаратах видно, что первая половина имеет в эпидерме клетки характерные чашелистику, а вторая – конические клетки, характерные для лепестков.

«Гибридный» орган *между чашелистиком и тычинкой* (чш/тч) зеленый, плоский и очень схож с обычным чашелистиком, но с одного бока несет желтый пыльник. Такой вариант встречается реже остальных.

«Гибридный» орган *между чашелистиком и плодолистиком* (чш/пл) похож на обычный чашелистик, но на его верхушке есть несколько рыльцевых папилл или по краям встречаются семязпочки (их число при этом небольшое).

«Гибридный» орган *между лепестком и тычинкой* (лп/тч) выглядит как белый лепесток с желтым пыльником с одного края.

«Гибридный» орган *между тычинкой и плодолистиком* (тч/пл) похож на свободный плодолистик, по всей внутренней поверхности которого располагаются семязпочки, а у одного из краев желтый пыльник.

«Гибридный» орган *между чашелистиком, лепестком и тычинкой* (чш/лп/тч) плоский, окрашенный с одной стороны в зеленый цвет, с другой в белый, и со стороны белого края есть желтый пыльник.

«Гибридный» орган *между чашелистиком, тычинкой и плодолистиком* (чш/тч/пл) представляет собой плоскую структуру зеленого цвета с небольшим числом рыльцевых папилл сверху и желтым пыльником с края. В составе наружной эпидермы много устьиц и неровных клеток с волнообразной поверхностью, характерных для чашелистиков и не отмеченных у типичных плодолистиков.

Помимо обычных структур и различных переходных типов между ними, нами были встречены еще нитчатые образования разнообразной природы. Судя по их местоположению в цветке (особенно если его строение близко к нормальному), они могли

быть видоизмененным чашелистиком, лепестком или редуцированной тычинкой. Были встречены также две трубочки, одна из которых была белого цвета (что скорее свидетельствует о видоизменении в данном случае лепестка).

Морфология терминальной группы. В соцветиях мутантов мы встречали отдельно стоящий терминальный цветок, терминальный цветок, сближенный с верхним боковым или с двумя верхними боковыми и крайне редко сближенный с тремя верхними боковыми цветками. Самые сильные изменения в строении наблюдаются именно в этих цветках. Третий сверху цветок часто имеет типичное строение. Поэтому в дальнейшем наше описание будет сосредоточено на изучении терминального цветка и двух верхних боковых цветков, которые мы будем называть терминальной группой, и третьего цветка как показателя нормального строения.

Мутант *tfl2-1* (ось типа 1). Терминальный цветок (ТЦ) у растений мутанта *tfl2-1* (рис. 62, рис. 63) сильно редуцирован; число органов всегда меньше, чем в цветке растений дикого типа. Среди аномальных органов встречается много раскрытых плодолистиков, которых может приходиться до четырех на один терминальный цветок. Общее число раскрытых плодолистиков 25 у 21 изученного экземпляра *tfl2-1*. Цветок с тремя плодолистиками в центре был в единственном экземпляре (рис. 63). «Гибридные» органы между чашелистиком и плодолистиком и между лепестком и тычинкой найдены в числе 10 и 9 соответственно (Lock et al., 2012a). «Гибридные» органы между чашелистиком и лепестком и между чашелистиком, тычинкой и плодолистиком, а также сросшиеся тычинки встречаются редко (2 раза). Ниточка встречена в единственном случае.

Обобщенные диаграммы терминального цветка построены на основании 21 индивидуальной диаграммы. На обобщенной диаграмме (рис. 64, А), при совмещении индивидуальных диаграмм ТЦ *tfl2-1* по положению верхнего латерального цветка (ЛЦ1), перегородка между плодолистиками перпендикулярна линии, соединяющей центры цветков или расположена под углом около 120° к ней.

При совмещении по центру (рис. 64, Б) наиболее часто встречающееся положение бокового цветка сверху. Немного более редко встречаются позиции справа и по диагонали (300°, если считать позицию сверху за 0°). Среди лепестков какого-то приоритетного положения выявить не удастся. Среди тычинок наиболее часто встречается положение сверху (0°).



Рисунок 62. Условные обозначения ко всем нижеприведенным диаграммам цветков мутантов *A. thaliana*.

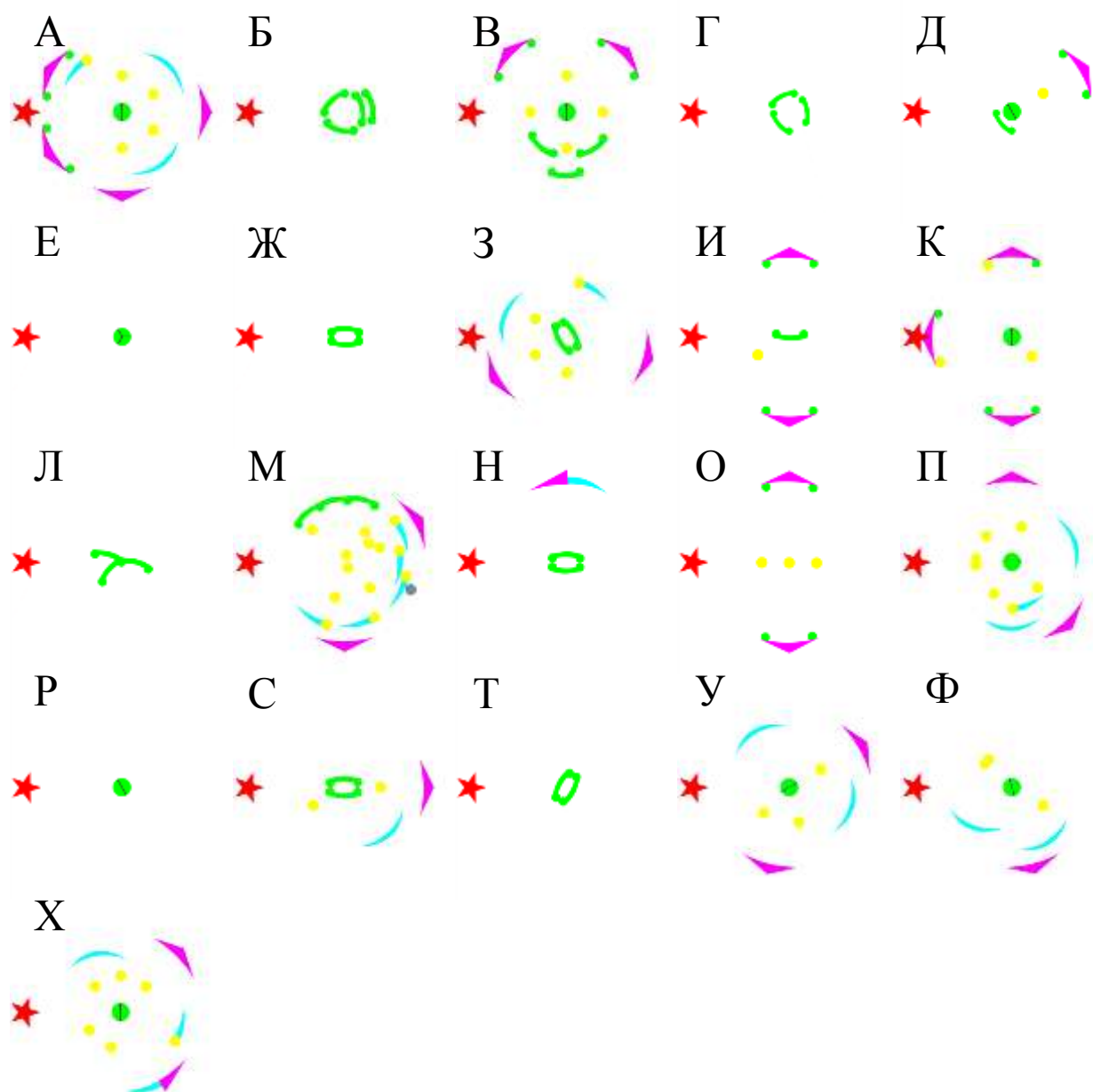


Рисунок 63. Индивидуальные диаграммы 21 терминального цветка (ТЦ) мутанта *tfl2-1* (ось типа 1).

Б, Г, Е, Ж, Л, Р, Т – сильно обедненные цветки, представленные только гинецеем. К – в состав цветка есть тройной «гибридный» орган между чашелистиком, тычинкой и плодолистиком и нет лепестков. Условные обозначения см. рис. 62.

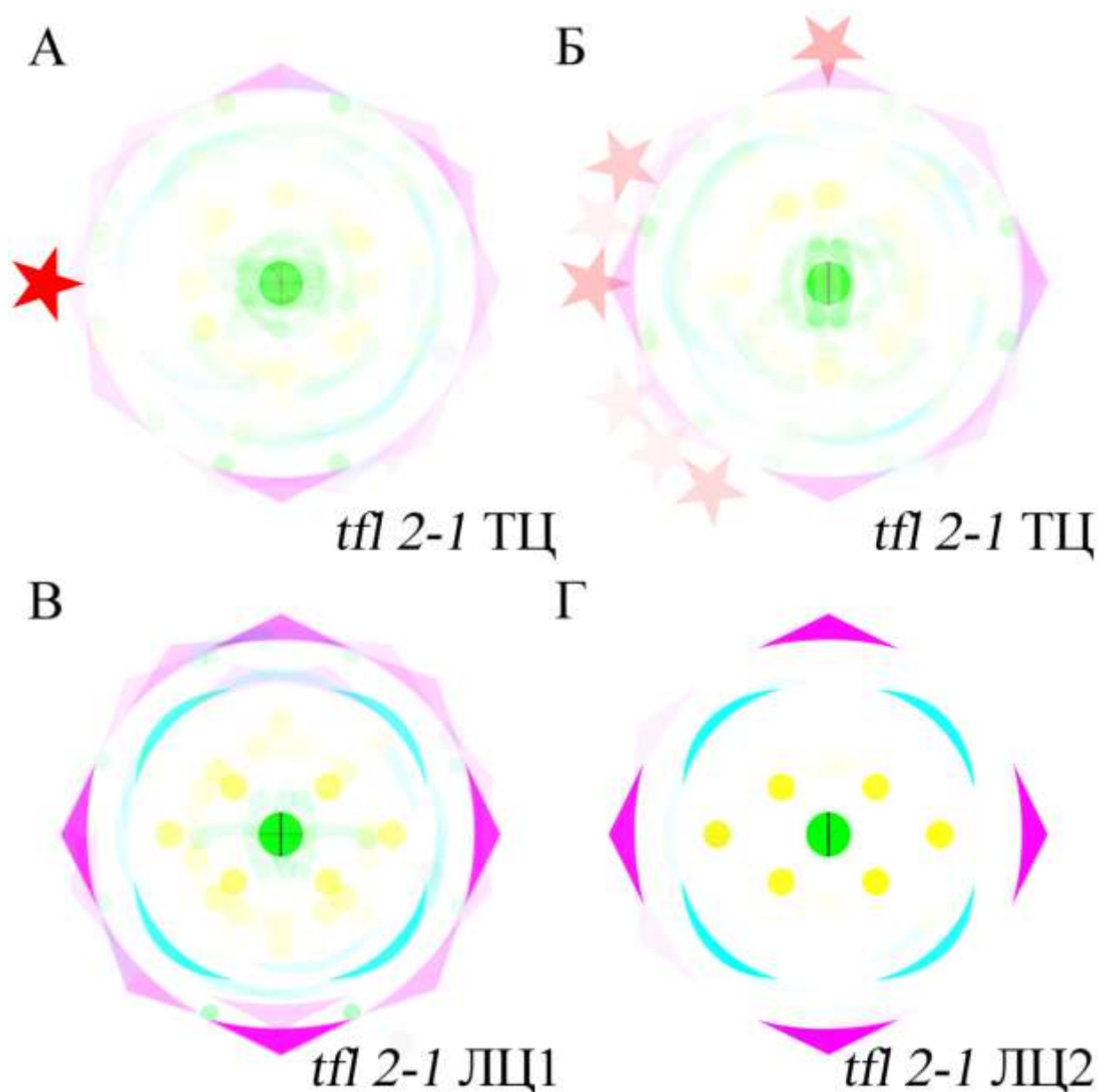


Рисунок 64. Обобщенные диаграммы терминального цветка и двух верхних боковых цветков у мутанта *A.thaliana tfl2-1*.

А – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 21 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по положению ближайшего бокового цветка. Б – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 21 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по линии срастания плодолистиков и положению бокового цветка слева. В – обобщенная диаграмма верхнего бокового цветка, составленная из 21 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Г – обобщенная диаграмма второго сверху бокового цветка, составленная из 21 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Условные обозначения: сиреневым нарисованы чашелистики, голубым – лепестки, желтым – тычинки, зеленым – плодолистки (если плодолистик один, то направление брюшного шва показано носиком; если их два и более, то линии срастания показаны черной линией), серым – ниточки, красным – верхний боковой цветок.

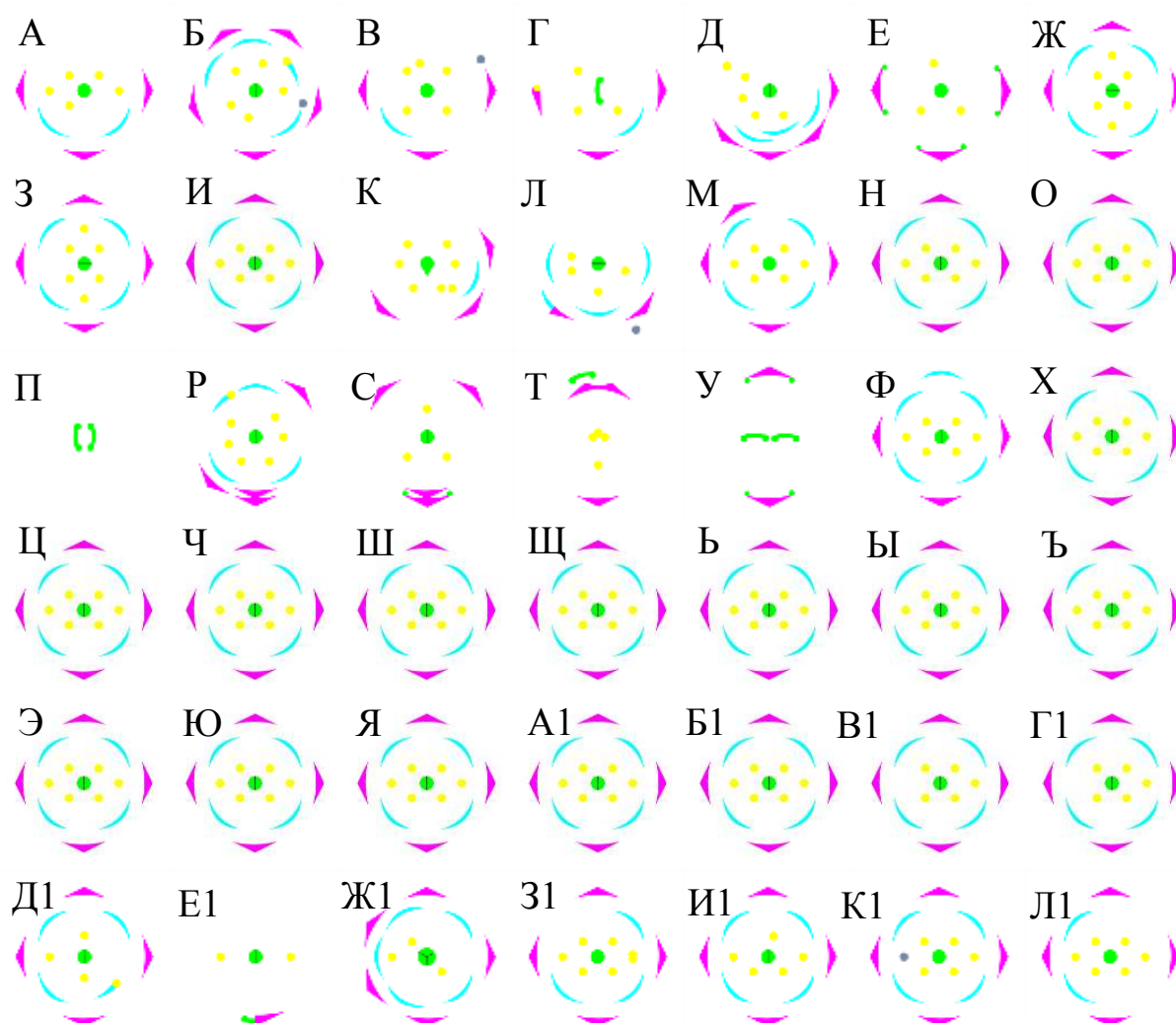


Рисунок 65. Индивидуальные диаграммы латеральных цветков мутанта *tfl2-1* (ось типа 1).

А–Х – верхние латеральные цветки. Ц–Л1 – вторые сверху латеральные цветки. Ж, З, Л – имеют нестандартную ориентацию гинеcea по отношению к оси соцветия (типичное строение цветка представлено у Н, например). П – сильно редуцированный боковой цветок, приближенный к терминальному. Условные обозначения см. рис. 62, ось соцветия для всех диаграмм находится сверху.

В составе ЛЦ1 *tfl2-1* (рис. 65, А-Х) встречаются раскрытые плодолистики и «гибридные» органы между чашелистиком и плодолистиком в числе 6 и 5 соответственно, а ниточки и «гибридный» орган между лепестком и тычинкой 3 и 2. Единожды встречены гинецей из одного плодолистика, сросшаяся тычинка, «гибридный» орган между чашелистиком и тычинкой и между чашелистиком и лепестком. У ЛЦ1 *tfl2-1* на обобщенной диаграмме (рис. 64, В), построенной на основе 21 индивидуальной диаграммы, в положениях чашелистиков, лепестков и тычинок, хотя и преобладает значительный разброс, однако преобладают положения как в цветке дикого типа. В 3 цветках перегородка между плодолистиками находится в трансверзальной плоскости, у остальных - в медианной (то есть совпадает с положением в типичном цветке).

В составе второго сверху латерального цветка (ЛЦ2) *tfl2-1* (рис. 65, Ц-Л1) разово находятся аномальные органы: «гибридный» орган между лепестком и тычинкой, между чашелистиком и плодолистиком, гинецей из трех плодолистиков, сросшиеся тычинки, ниточка. В цветке с 3 плодолистиками 5 чашелистиков и 5 лепестков. На обобщенной диаграмме (рис. 64, Г), полученной при совмещении 21 индивидуальной диаграммы, положения чашелистиков, лепестков и тычинок имеют небольшие отклонения от положения в диком типе. Положение перегородки в гинецее находится в медианной плоскости.

Мутант *tfl1-2* (ось типа 1). В ТЦ *tfl1-2* (рис. 66; Локк и др., 2012; Lock et al., 2012a) чаще всего встречаются «гибридные» органы между лепестком и тычинкой (всего найдено 12 в 9 цветках) и ниточки (всего найдено 6 в 5 цветках). Два раза в двух цветках были встречены трубочки и «гибридный» орган между чашелистиком и тычинкой. Остальные аномальные органы встречались только раз в одном цветке: гинецей из 3 плодолистиков, сросшиеся тычинки, «гибридный» орган между чашелистиком и лепестком и между чашелистиком и плодолистиком.

На обобщенной диаграмме ТЦ *tfl1-2* (рис. 67, А), составленной на основе 20 индивидуальных диаграмм, совмещенной по положению ЛЦ1, несмотря на достаточно сильный разброс преобладает перпендикулярное положение перегородки относительно линии, соединяющей центры цветков. Преобладающее положение чашелистиков сверху (орган отстоит на 90° от ЛЦ1), следующее преобладающее положение чашелистиков противоположное предыдущему снизу.

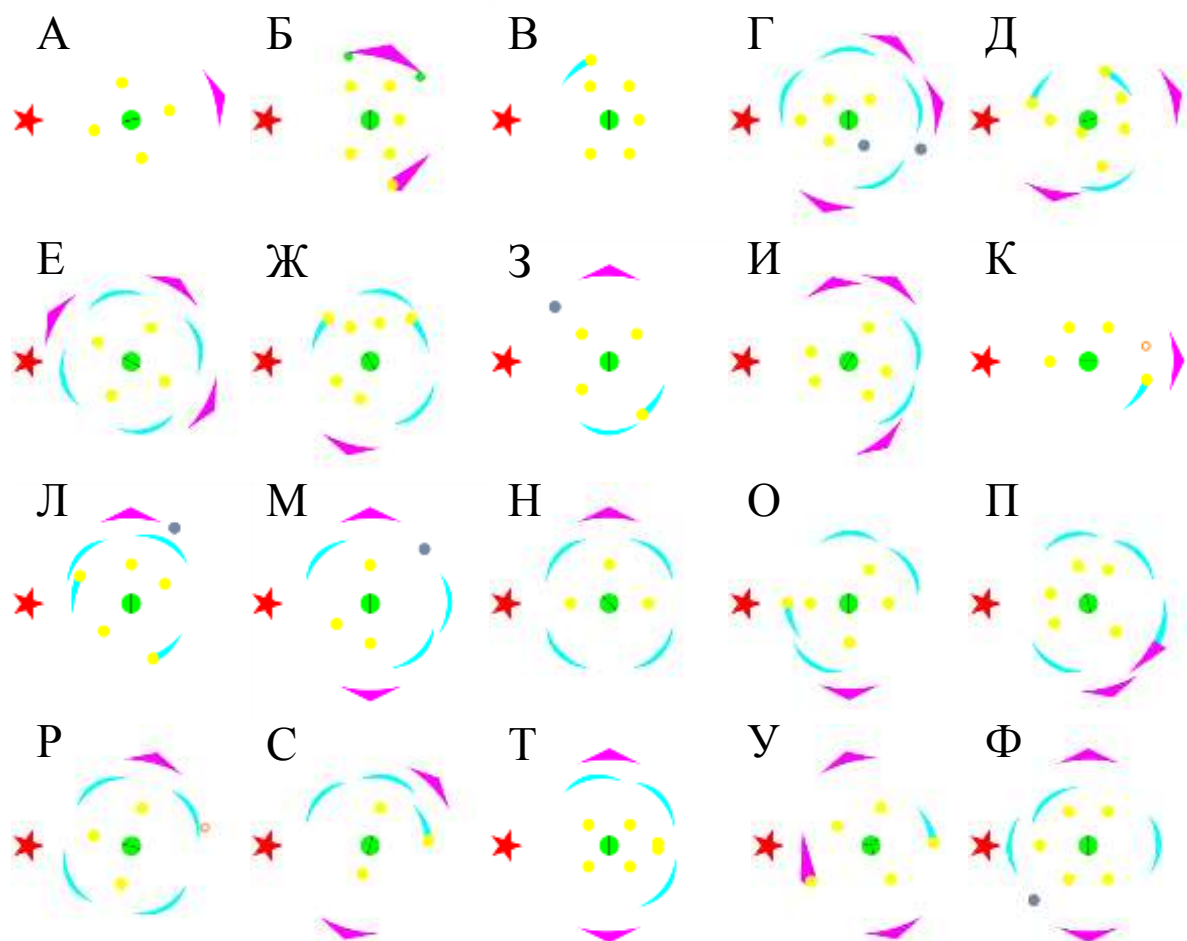


Рисунок 66. Индивидуальные диаграммы терминальных цветков (ТЦ) мутанта *tfl1-2* (ось типа 1).

Б – цветок с «гибридным» органом между чашелистиком и тычинкой без лепестков. С – цветок с «гибридными» органами между чашелистиком и тычинкой и между лепестком и тычинкой, которые находятся с двух разных сторон напротив друг друга. З - цветок с трубочкой во втором круге. О – цветок с трубочкой во внешнем круге. Условные обозначения см. рис. 62.

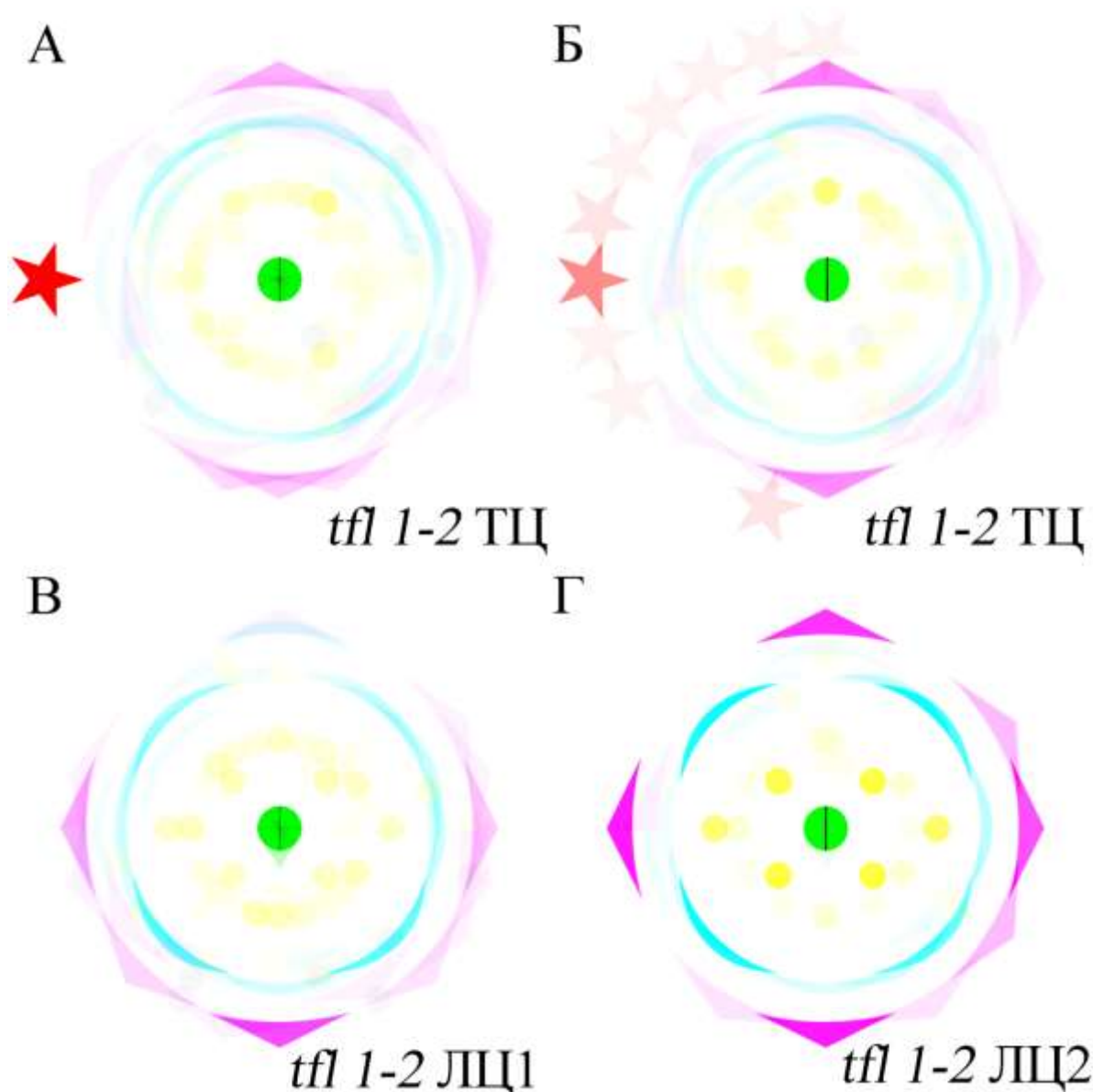


Рисунок 67. Обобщенные диаграммы терминального цветка и двух верхних боковых цветков у мутанта *A. thaliana tfl1-2*.

А – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 20 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по положению ближайшего бокового цветка. Б – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 20 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по линии срастания плодолистиков и положению бокового цветка слева. В - обобщенная диаграмма верхнего бокового цветка, составленная из 20 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Г – обобщенная диаграмма второго сверху бокового цветка, составленная из 19 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Условные обозначения: сиреневым нарисованы чашелистики, голубым – лепестки, желтым – тычинки, зеленым – плодолистики (если плодолистик один, то направление брюшного шва показано носиком; если их два и более, то линии срастания показаны черной линией), серым – ниточки, красным – верхний боковой цветок.

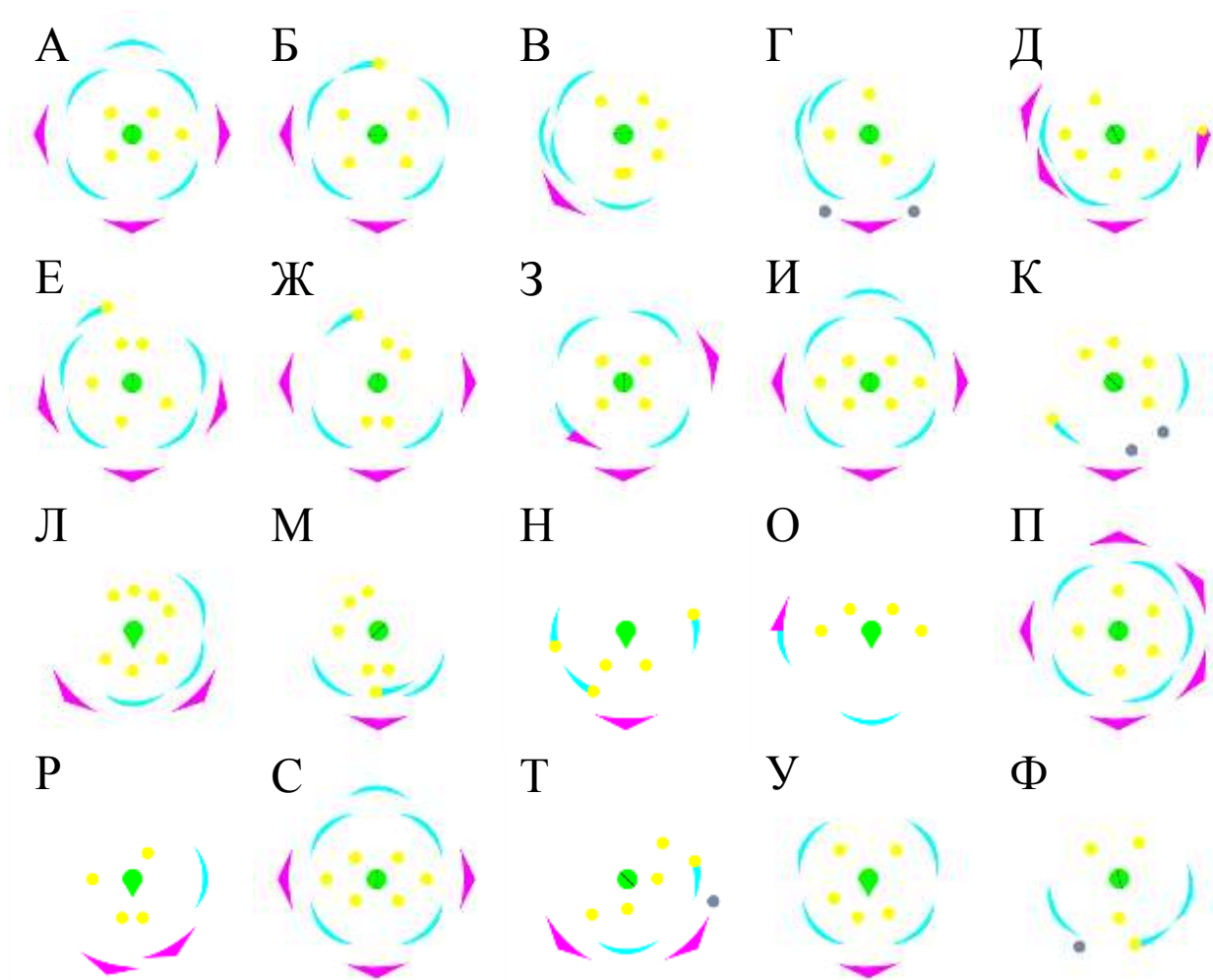


Рисунок 68. Индивидуальные диаграммы верхних боковых цветков (ЛЦ1) мутанта *tfl1-2* (ось типа 1).

Б, В, Д, К, М, Т, Ф – цветки с нетипичным положением гинецея. П – пятичленный (кроме гинецея) цветок. Условные обозначения см. рис. 62, ось соцветия для всех диаграмм находится сверху.

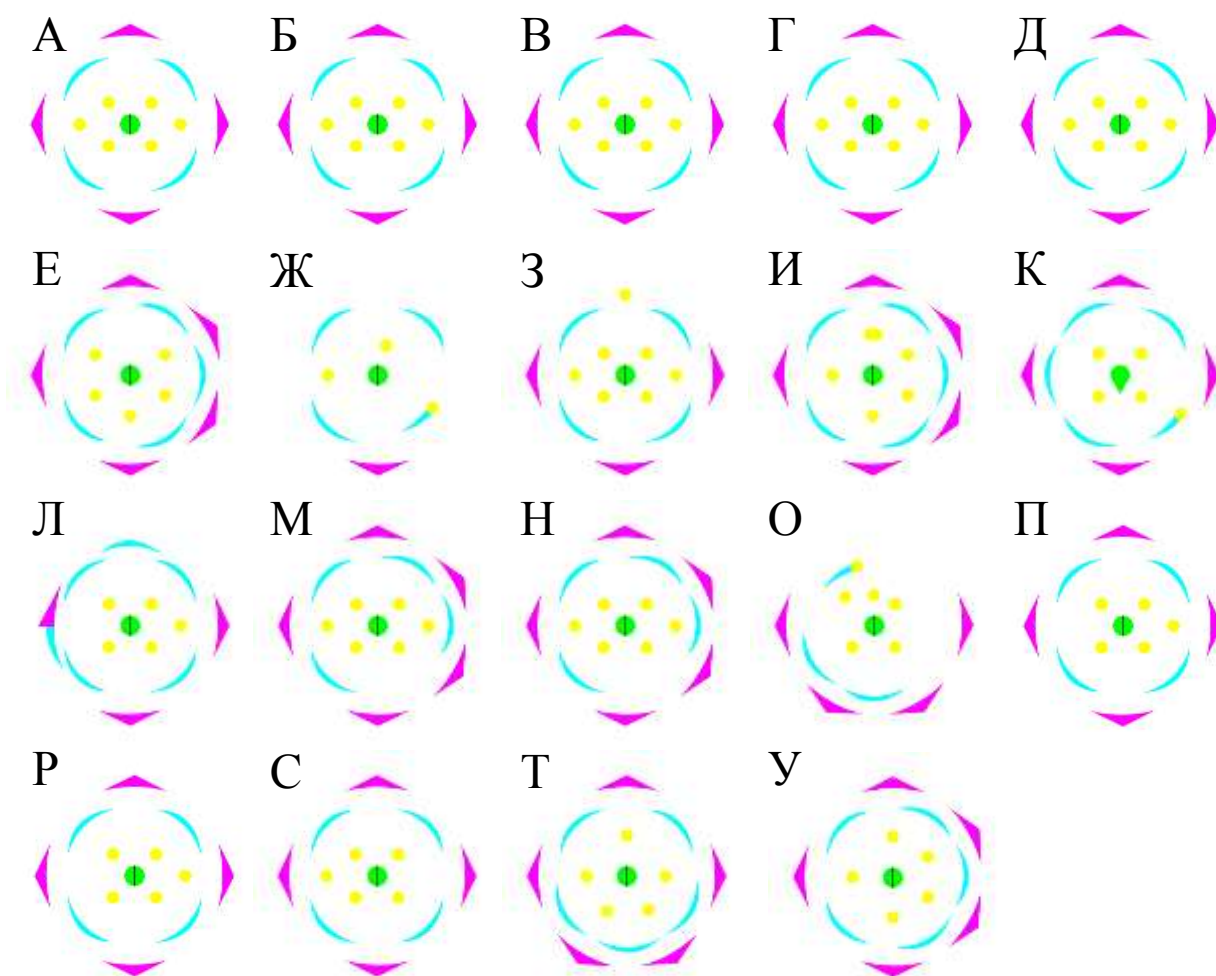


Рисунок 69. Индивидуальные диаграммы вторых сверху боковых цветков (ЛЦ2) мутанта *tfl1-2* (ось типа 1).

Е, М, Н, Т, У – цветки с 5 чашелистиками и 5 лепестками (кроме М). Условные обозначения см. рис. 62, ось соцветия для всех диаграмм находится сверху.

На обобщенной диаграмме ТЦ *tfl1-2* (рис. 67, Б), совмещенной по центру, видно, что чаще всего ЛЦ1 встречается в положении сбоку (перпендикулярно перегородке). У чашелистиков заметно два преобладающих положения: сверху и снизу. У лепестков преобладающие положения видны очень плохо, но немного выделяются от остальных три положения: сверху (0°) и по диагонали в верхней части (45° и 315°). У тычинок есть выделяющееся положение сверху.

В составе ЛЦ1 *tfl1-2* (рис. 68) встречается достаточно много «гибридных» органов между лепестком и тычинкой (всего 12 у 9 цветков) и ниточек (всего 6 у 5 цветков). «Гибридный» орган между чашелистиком и лепестком встречается дважды у двух цветков, между чашелистиком и тычинкой и между плодолистиком и тычинкой единожды у одного цветка, один раз встречаются сросшиеся тычинки. Только один цветок обладает пятью чашелистиками и пятью лепестками. На обобщенной диаграмме (рис. 67, В), составленной по 20 индивидуальным диаграммам, преобладающее положение перегородки в медианной плоскости, однако положение перегородки в трансверсальной плоскости есть у 7 цветков. Положение внизу преобладает у чашелистиков. У лепестков преобладающие положения по диагонали в нижней части (135° и 225°). У тычинок нет преобладающего положения.

В составе ЛЦ2 *tfl1-2* (рис. 69) «гибридный» орган между лепестком и тычинкой встречается 3 раза у 2 цветков, остальные аномальные органы (сросшиеся тычинки, гибрид между чашелистиком и лепестком, гинецей из 1 плодолика) встречаются разово. На обобщенной диаграмме (рис. 67, Г), составленной на основе 19 индивидуальных диаграмм при достаточно большом разбросе положений чашелистиков, лепестков и тычинок, преобладающие положения органов соответствуют положению органов в диком типе.

Мутант *tfl1-12* (ось типа 1). В ТЦ *tfl1-12* (рис. 70, А-К) встречаются «гибридные» органы между лепестком и тычинкой (всего 4 у 3 цветков), между чашелистиком и лепестком (всего 3 у 3 цветков), между плодолистиком и тычинкой (всего 2 у 2 цветков), между чашелистиком и плодолистиком (всего 2 у одного цветка), раскрытые плодолистки (всего 2 у 2 цветков). «Гибридный» орган между чашелистиком и тычинкой и ниточка были встречены только один раз. На обобщенной диаграмме ТЦ (рис. 71, А), составленной на основе 10 индивидуальных диаграмм, совмещенной по положению ЛЦ1, видно, что невозможно выделить никакого приоритетного положения перегородки относительно ЛЦ1. Наиболее заметные положения чашелистиков по диагонали (на 135° и 315°).

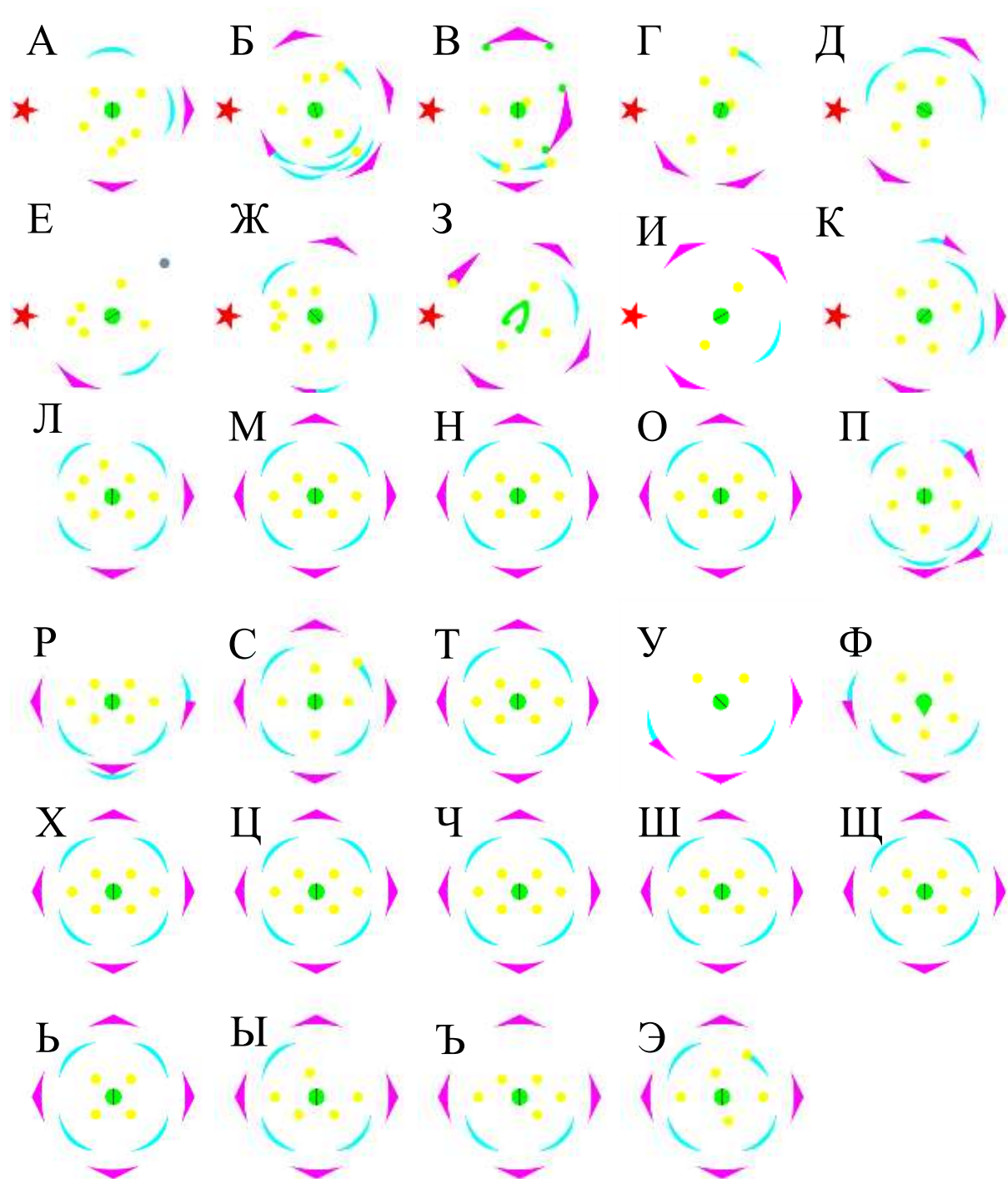


Рисунок 70. Индивидуальные диаграммы цветков мутанта *tfl1-12* (ось типа 1).

А–К – терминальные цветки, Л–Ф – верхние латеральные цветки, Х–Э – второй сверху латеральный цветок. З – цветок с «гибридным» органом между чашелистиком и тычинкой и 1 лепестком. Ф – цветок с нетипичной ориентацией гинецея. Условные обозначения см. рис. 62, ось соцветия для всех диаграмм латеральных цветков находится сверху.

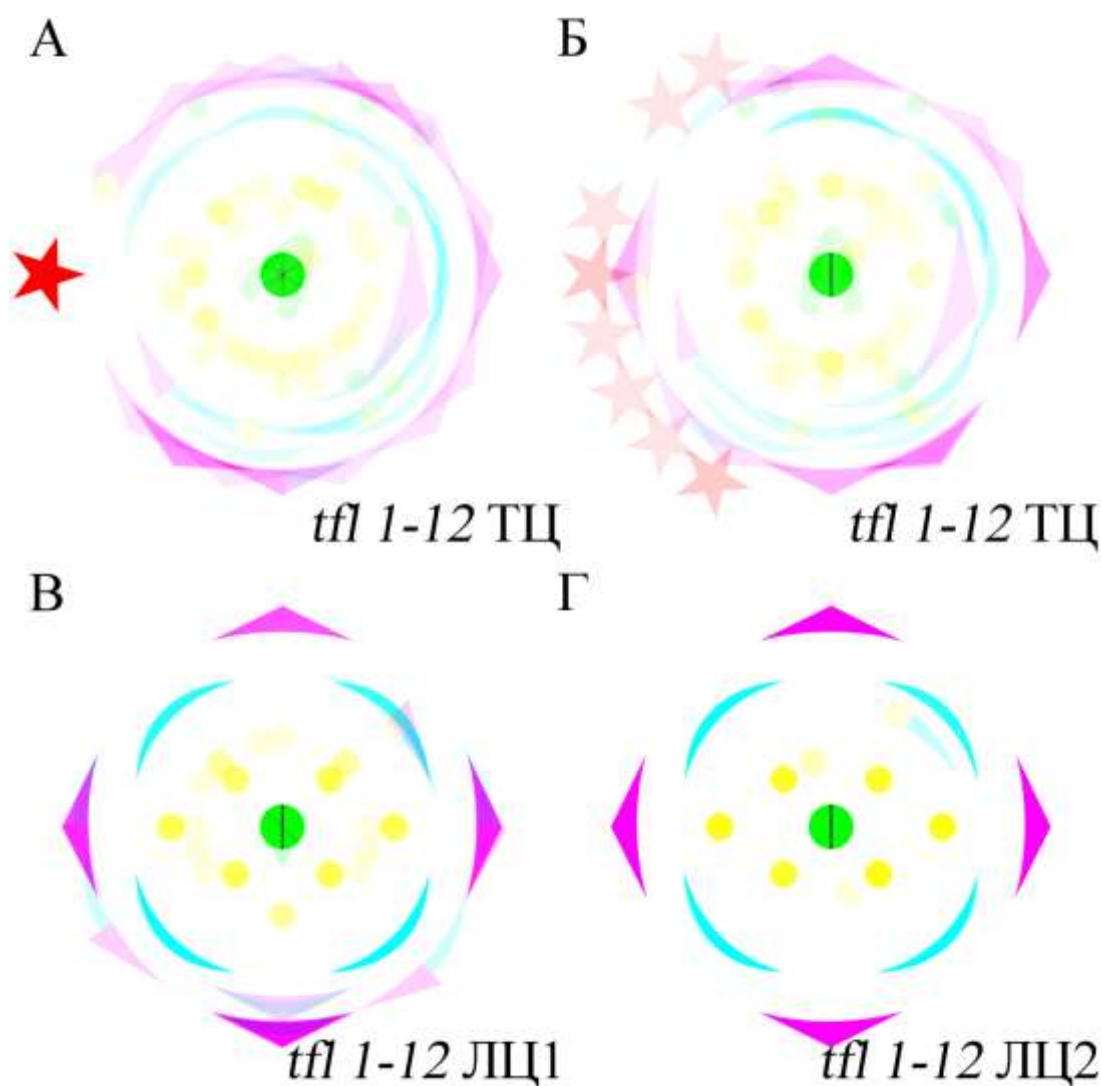


Рисунок 71. Обобщенные диаграммы терминального цветка и двух верхних боковых цветков у мутанта *A.thaliana tfl1-12*.

А – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по положению ближайшего бокового цветка. Б – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по линии срастания плодолистиков и положению бокового цветка слева. В – обобщенная диаграмма верхнего бокового цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Г – обобщенная диаграмма второго сверху бокового цветка, составленная из 9 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Условные обозначения: сиреневым нарисованы чашелистики, голубым – лепестки, желтым – тычинки, зеленым – плодолистик (если плодолистик один, то направление брюшного шва показано носиком; если их два и более, то линии срастания показаны черной линией), серым – ниточки, красным – верхний боковой цветок.

На обобщенной диаграмме (рис. 71, Б) при совмещении по центру немного чаще (2 раза, а не 1) встречаются положения бокового цветка сбоку слева (0°) и по диагонали 210° . Преобладающие положения чашелистиков справа (90°) и по диагонали снизу (150°), менее заметны три других положения сверху (0°) и снизу (180°) и слева (270°). Преобладающее положение среди лепестков сверху (0°), совершенно не характерное для дикого типа. Второе положение по диагонали сверху и справа (45°). Среди тычинок выделить преобладающие положения наиболее сложно, но чуть ярче выделяются положения снизу (180°), затем сверху (0°) и по диагонали в левой части (225° и 330°).

В составе ЛЦ1 *tfl1-12* (рис. 70, Л-Ф) всего 2 раза у 2 цветков встречены «гибридные» органы между чашелистиком и плодолистиком и один раз – между чашелистиком и тычинкой. Только у одного цветка перегородка смещена на 30 градусов влево от типичного положения. Разброс в положении чашелистиков, лепестков и тычинок средний, однако преобладают положения как в диком типе (рис. 71, В).

В составе ЛЦ 2 *tfl1-12* (рис. 70, Х-Э) лишь один раз встречается «гибридный» орган между лепестком и тычинкой. Остальные «гибридные» или аномальные органы в составе изученных цветков не найдены. Таким образом, ЛЦ2 практически полностью соответствует дикому типу. Разброс положений лепестков и тычинок очень мал, и их положения соответствуют положениям в диком типе. Разброса в положениях чашелистиков и плодолистиков нет: они занимают положения как в диком типе (рис. 71, Г).

Мутант *tfl1-11*. В данном случае нами была изучена главная ось и параклади «из розетки», поэтому для различия в тексте цветков, относящихся к соцветиям разных порядков введем следующие обозначения: ТЦ 1 – терминальный цветок на соцветии, терминирующем главную ось, ТЦ 2 – терминальный цветок на параклади «из розетки», аналогично с боковыми цветками (пример: ЛЦ1:1 – верхний латеральный цветок главной оси.)

Ось типа 1. В составе ТЦ 1 *tfl1-11* (рис. 72, А-К) чаще всего встречаются «гибридные» органы между лепестком и тычинкой (всего 7 у 6 цветков). Всего 2 раза у 2 цветков найдены «гибридные» органы между чашелистиками и тычинками, между тычинками и плодолистиками и между чашелистиками, лепестками и тычинками. Один раз встречены «гибридные» органы между чашелистиком и лепестком, между чашелистиком, тычинкой и лепестком и ниточка. Гинецей с тремя плодолистиками и с одним плодолистиком встречается каждый в одном цветке. На обобщенной диаграмме ТЦ 1 (рис. 73, А), составленной на основе 10 индивидуальных диаграмм, совмещенной по положению ЛЦ1:1, невозможно выявить какого-либо определенного положения

перегородки. Приоритетным положением чашелистиков является положение справа, напротив положения ЛЦ1 (180°), второе по яркости – положение по диагонали сверху справа (135°). На обобщенной диаграмме (рис. 73, Б), совмещенной по центру, наиболее ярко выделяется положение по диагонали снизу слева (225°) – у 3 соцветий. 2 раза встречается положение ЛЦ1:1 сбоку слева (270°). Среди чашелистиков чуть ярче положения сверху (0°) и по диагонали сверху справа (45°). Среди лепестков разброс положений очень большой, и выделить преобладающее положение невозможно. Среди тычинок преобладающие положения сверху (0°) и снизу (180°).

В составе ЛЦ1:1 *tfl1-11* (рис. 72, Л-Ф) чаще всего встречаются «гибридные» органы между лепестком и тычинкой (всего 4 у 4 цветков). Один раз встречается «гибридный» орган между тычинкой и плодолистиком. Гинецей с одним плодолистиком есть в двух цветках. Один раз найдено положение перегородки в трансверзальной плоскости, в остальных случаях - в медианной. На обобщенной диаграмме, составленной на основе 10 индивидуальных диаграмм (рис. 73, В), видно, что при небольшом разбросе приоритетное положение чашелистиков справа (90°), снизу (180°) и слева (270°), практически как в диком типе, однако очень сильно ослаблена позиция сверху (0°). Несмотря на разброс в положении лепестков, преобладающими положениями остаются положения, как в диком типе, однако диагональные положения сверху менее яркие. При наличии сильного разброса преобладающим положением тычинок остается положение, как в диком типе.

В составе ЛЦ2:1 *tfl1-11* (рис. 72, Х-Э) единожды найдены «гибридные» органы между лепестком и тычинкой и между чашелистиком, лепестком и тычинкой. Других аномальных органов встречено не было. В положениях чашелистиков, лепестков и тычинок преобладают положения, как в диком типе, несмотря на разную степень разброс в их положениях (рис. 73, Г).

Ось типа 2p. В составе ТЦ 2 *tfl1-11* (рис. 74, А-Ж) нет лепестков, ни в каких проявлениях, даже в составе «гибридных» органов. Чашелистики встречаются только в составе «гибридных» органов. Часто встречаются «гибридные» органы между тычинкой и плодолистиком (всего 9 у 5 цветков), раскрытые плодолистики (всего 7 у 4 цветков), реже встречаются «гибридные» органы между чашелистиком, тычинкой и плодолистиком (всего 4 у 2 цветков). «Гибридный» орган между чашелистиком и тычинкой найден один.

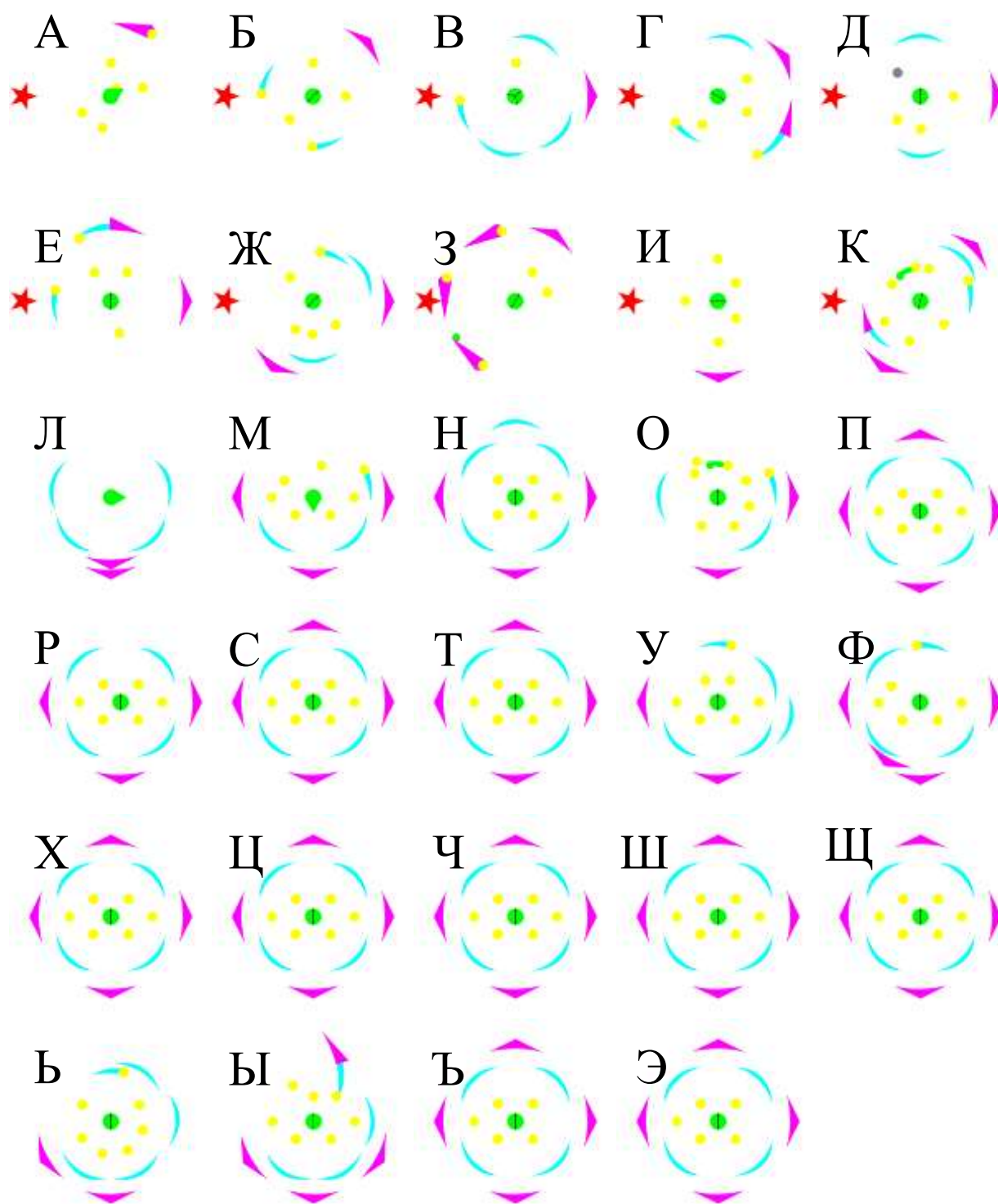


Рисунок 72. Индивидуальные диаграммы цветков мутанта *tfl1-11* (ось типа 1).

А–К – терминальные цветки, Л–Ф – верхние латеральные цветки, Х–Э – второй сверху латеральный цветок. А, З – цветки с «гибридным» органом между чашелистиком и тычинкой и отсутствием лепестков, у З есть тройной «гибридный» орган между чашелистиком, лепестком и плодолистиком. Г – цветок с «гибридным» органом между чашелистиком, лепестком и тычинкой. Л – цветок с нетипичной ориентацией гинецея и без тычинок. Условные обозначения см. рис. 62, ось соцветия для всех диаграмм латеральных цветков находится сверху.

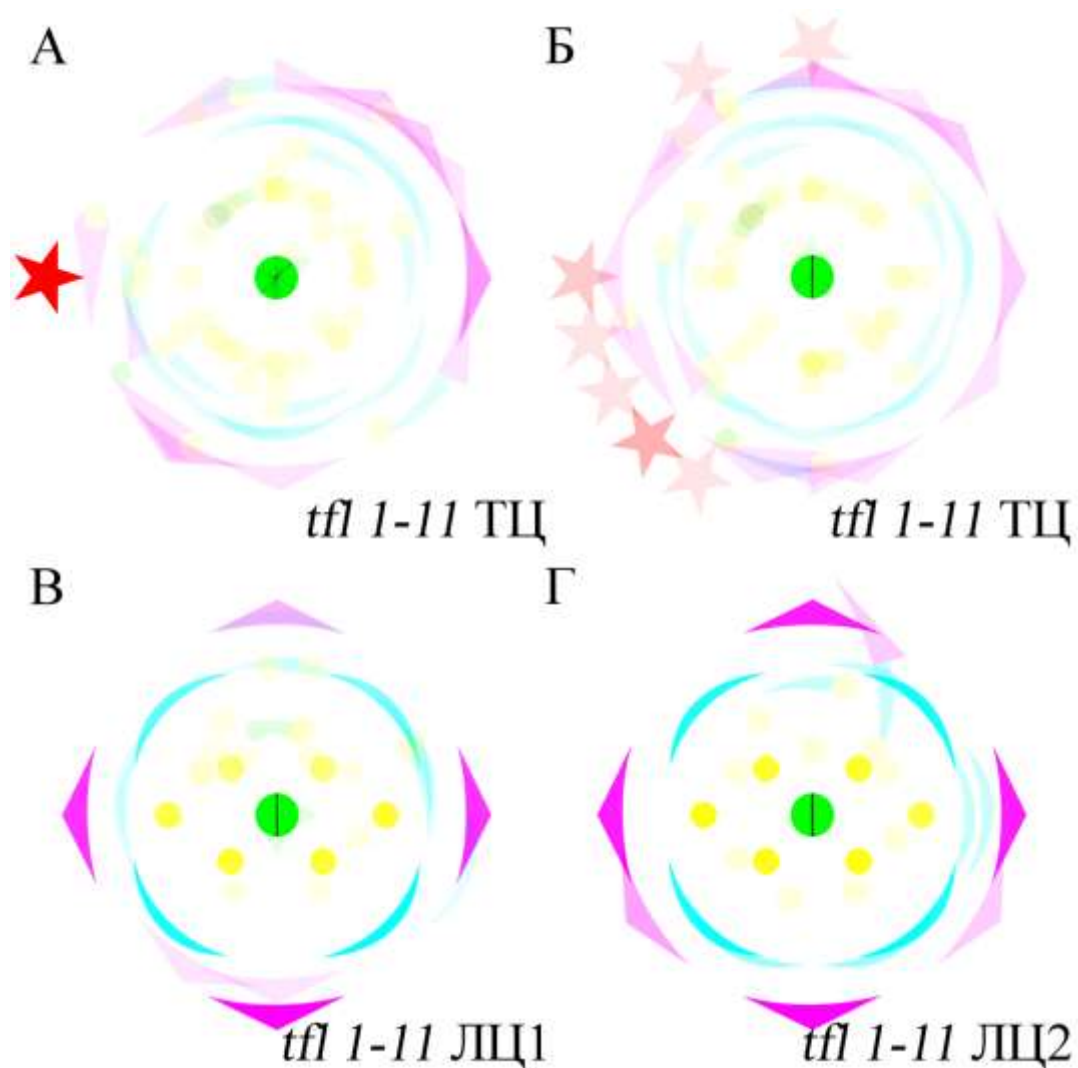


Рисунок 73. Обобщенные диаграммы терминального цветка и двух верхних боковых цветков у мутанта *A.thaliana tfl1-11* (ось типа 1).

А – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по положению ближайшего бокового цветка. Б – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по линии срастания плодolistиков и положению бокового цветка слева. В – обобщенная диаграмма верхнего бокового цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Г – обобщенная диаграмма второго сверху бокового цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Условные обозначения: сиреневым нарисованы чашелистики, голубым – лепестки, желтым – тычинки, зеленым – плодolistики (если плодolistик один, то направление брюшного шва показано носиком; если их два и более, то линии срастания показаны черной линией), серым – ниточки, красным – верхний боковой цветок.

На обобщенной диаграмме ТЦ 2 (рис. 75, А), построенной на основе 7 индивидуальных диаграмм, совмещенных по положению ЛЦ1:2, положение перегородки занимает три различные позиции, и ни одна не проходит перпендикулярно линии соединяющей центры цветков. Наиболее ярко выделяется по диагонали сверху (60°) позиция раскрытого плодолистика во внешнем круге, менее заметны позиции во внешнем круге слева по диагонали (45°) и справа немного сверху (165°). Несмотря на видимую яркость первой описанной позиции, она слабее двух последующих, так как она встречается только в двух цветках, а остальные две - в трех, из-за различия типа органов и наложения тем самым разных цветов друг на друга, мало выделяются на общем фоне. На обобщенной диаграмме ТЦ 2 (рис. 75, Б), совмещенной по центру, две позиции расположения ЛЦ1:2: снизу немного левее (195°) и по диагонали снизу слева (225°) - одинаково сильные. Отметим, что привычного положения ЛЦ1:2 сбоку (0°) найдено не было. Во внешнем круге выделяется позиция раскрытых плодолистиков по диагонали слева (300°) и две позиции по диагонали снизу (135° и 225°). По вышеописанной причине последние две позиции более сильные, чем первая.

ЛЦ1:2 *tfl1-11* проанализировать не удалось, так как большинство цветков были на достаточно ранней стадии развития и определить точно наличие/отсутствие некоторых органов (например, лепестков, которые развиваются в последнюю очередь) в их составе было невозможно, поэтому эти данные не вошли в анализ.

В составе ЛЦ2:2 *tfl1-11* (рис. 74, 3-Н) все виды типичных органов есть. Единожды встречены «гибридные» органы между лепестком и тычинкой и чашелистик, к которому приросла с внешней стороны тычинка (в дальнейшем мы будем считать этот орган аналогичным «гибридному» органу между чашелистиком и тычинкой). На обобщенной диаграмме (рис. 75, В), составленной на основе 6 индивидуальных диаграмм, видно, что позиции чашелистиков и лепестков не меняются и остаются такие же, как в диком типе. Разброс в положении тычинок большой, но преобладают положения дикого типа.

Мутант *tfl1-13*. Ось *tuna 1*. В составе ТЦ 1 *tfl1-13* (рис. 76, А-К) чаще всего встречаются «гибридные» органы между лепестком и тычинкой (всего 8 у 5 цветков), реже «гибридные» органы между чашелистиком и лепестком (всего 4 у 3 цветков), ниточки (всего 3 у 2 цветков). Один раз были найдены «гибридные» органы между чашелистиком и плодолистиком, между тычинкой и плодолистиком и раскрытый плодолистик.

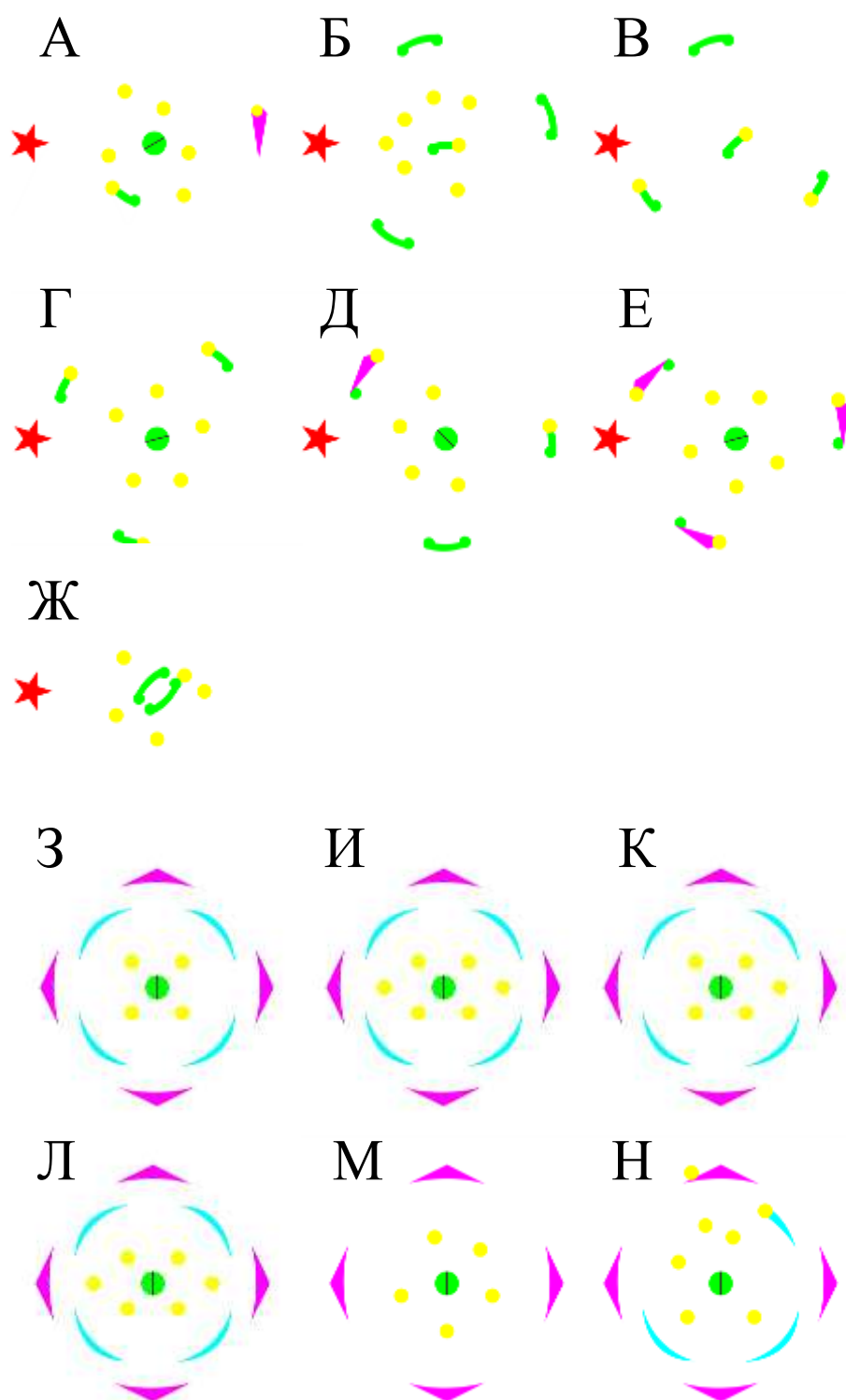


Рисунок 74. Индивидуальные диаграммы цветков мутанта *tfl1-11* (ось типа 2).

А–Ж – терминальные цветки, все цветки без лепестков, И–О – второй сверху латеральный цветок. Д, Е – цветки с «гибридным» органом между чашелистиком, тычинкой и плодolistиком. Условные обозначения см. рис. 62, ось соцветия для всех диаграмм латеральных цветков находится сверху.

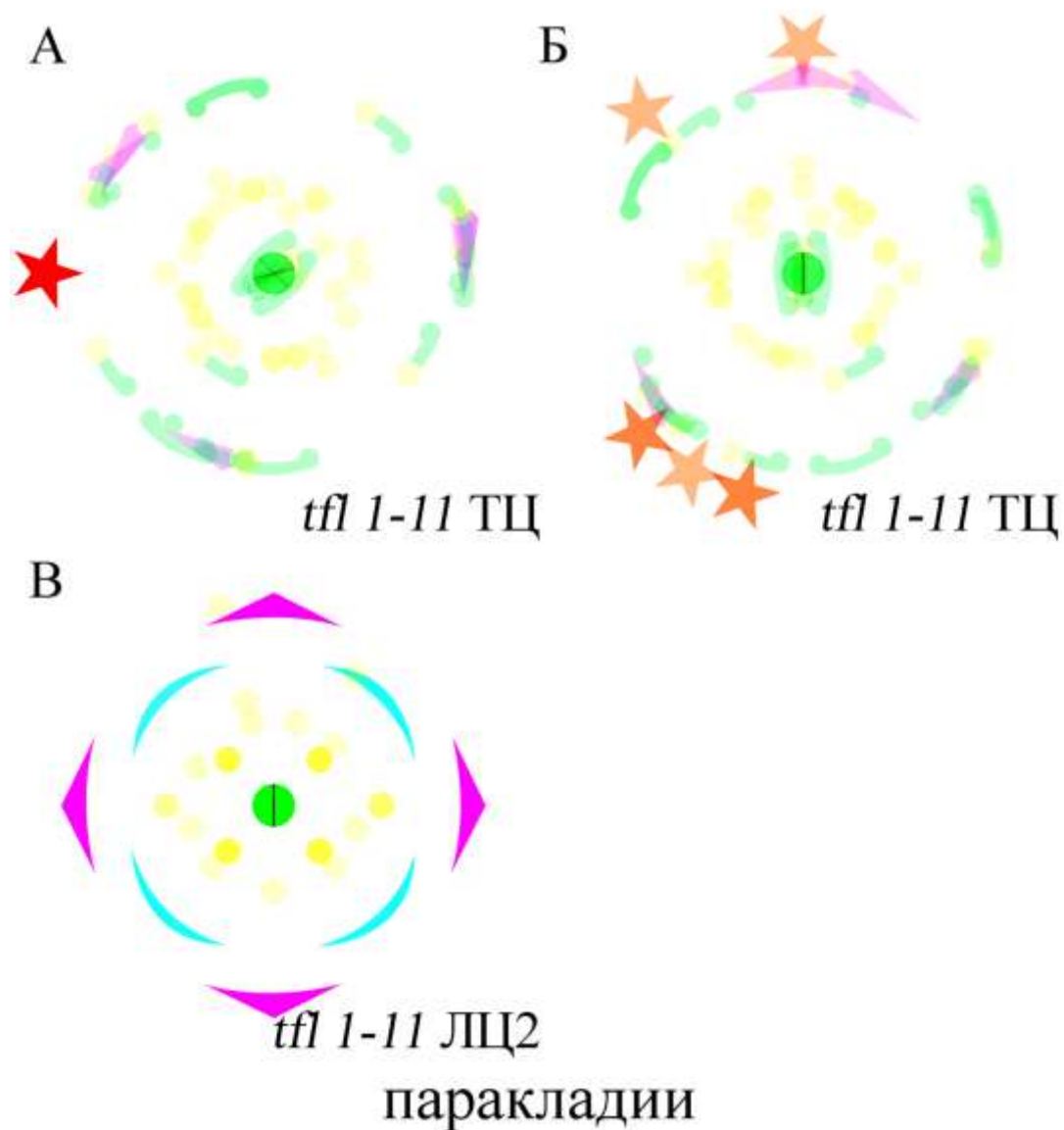


Рисунок 75. Обобщенные диаграммы терминального цветка и двух верхних боковых цветков у мутанта *A. thaliana tfl1-11* (ось типа 2p).

А – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 7 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по положению ближайшего бокового цветка. Б – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 7 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по линии срастания плодолистиков и положению бокового цветка слева. В-Г – обобщенная диаграмма второго сверху бокового цветка, составленная из 6 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Условные обозначения: сиреневым нарисованы чашелистики, голубым – лепестки, желтым – тычинки, зеленым – плодолистики (если плодолистик один, то направление брюшного шва показано носиком; если их два и более, то линии срастания показаны черной линией), серым – ниточки, красным – верхний боковой цветок.

На обобщенной диаграмме (рис. 77, А), составленной на основе 10 индивидуальных диаграмм, совмещенной по ЛЦ1:1, видно, что преобладающее положение перегородки диагональное под углом 45° к линии, соединяющей центры цветков. Наиболее преобладающее положение чашелистиков по диагонали сверху справа (150°), второе по яркости положение снизу (270°). На обобщенной диаграмме (рис. 77, Б), совмещенной по центру, преобладающие положения (одинаковые по яркости) сбоку слева (270°) и по диагонали внизу слева (210°). Разброс чашелистиков, лепестков и тычинок по положению очень большой, однако можно выделить преобладающие позиции. Приоритетные позиции чашелистиков сверху (0°) и снизу (180°). Преобладающие положения лепестков диагональные сверху слева и напротив внизу справа. Преобладающие положения тычинок внизу (180°) (всего 4 раза) и диагональное сверху справа (45°) (всего 3 раза).

В составе ЛЦ1:1 *tfl1-13* (рис. 76, Л-Ф) чаще всего встречались «гибридные» органы между чашелистиком и тычинкой (всего 4 у 3 цветков). Дважды встречены «гибридные» органы между чашелистиком и лепестком (всего 2 у 2 цветков) и между лепестком и тычинкой (всего 2 у 1 цветка). Единожды найдены раскрытый плодолистик, нитчатая структура и гинецей с одним плодолистиком. Разброс в положении чашелистиков, лепестков и тычинок не так велик, как в ТЦ 1, и приоритетные позиции органов соответствуют позициям в цветке дикого типа (рис. 77, В).

В составе ЛЦ2:1 *tfl1-13* (рис. 76, Х-Ю) не найдено ни одного «гибридного» или аномального органа. Один раз встречается цветок с пятью чашелистиками. Разброс в положение чашелистиков, лепестков и тычинок очень мал и преобладающие положения такие же, как в диком типе (рис. 77, Г).

Ось типа 2p. В составе ТЦ 2 *tfl1-13* (рис. 78, А-Л) чаще всего встречаются «гибридные» органы между лепестками и тычинками (всего 6 у 4 цветков). Два раза найден «гибридный» орган между чашелистиком и лепестком. Гинецеи с 1 плодолистиком и 4 плодолистиками встречены один раз. На обобщенной диаграмме ТЦ 2 (рис. 79, А), составленной из 11 индивидуальных диаграмм, совмещенной по положению ЛЦ1:2 невозможно выделить какое-нибудь преобладающее положение перегородки. Позиция внешнего круга справа, напротив ЛЦ1:2 (180°), лишь слегка выделяется относительно других. На обобщенной диаграмме ТЦ 2 (рис. 79, Б), совмещенной по центру, преобладающее положение ЛЦ1:2 сбоку (270°) (всего у 3 соцветий), следующие два диагональных положения сверху слева (45° и 60°). Преобладающих положений чашелистиков, лепестков и тычинок при значительном разбросе выявить не удалось.

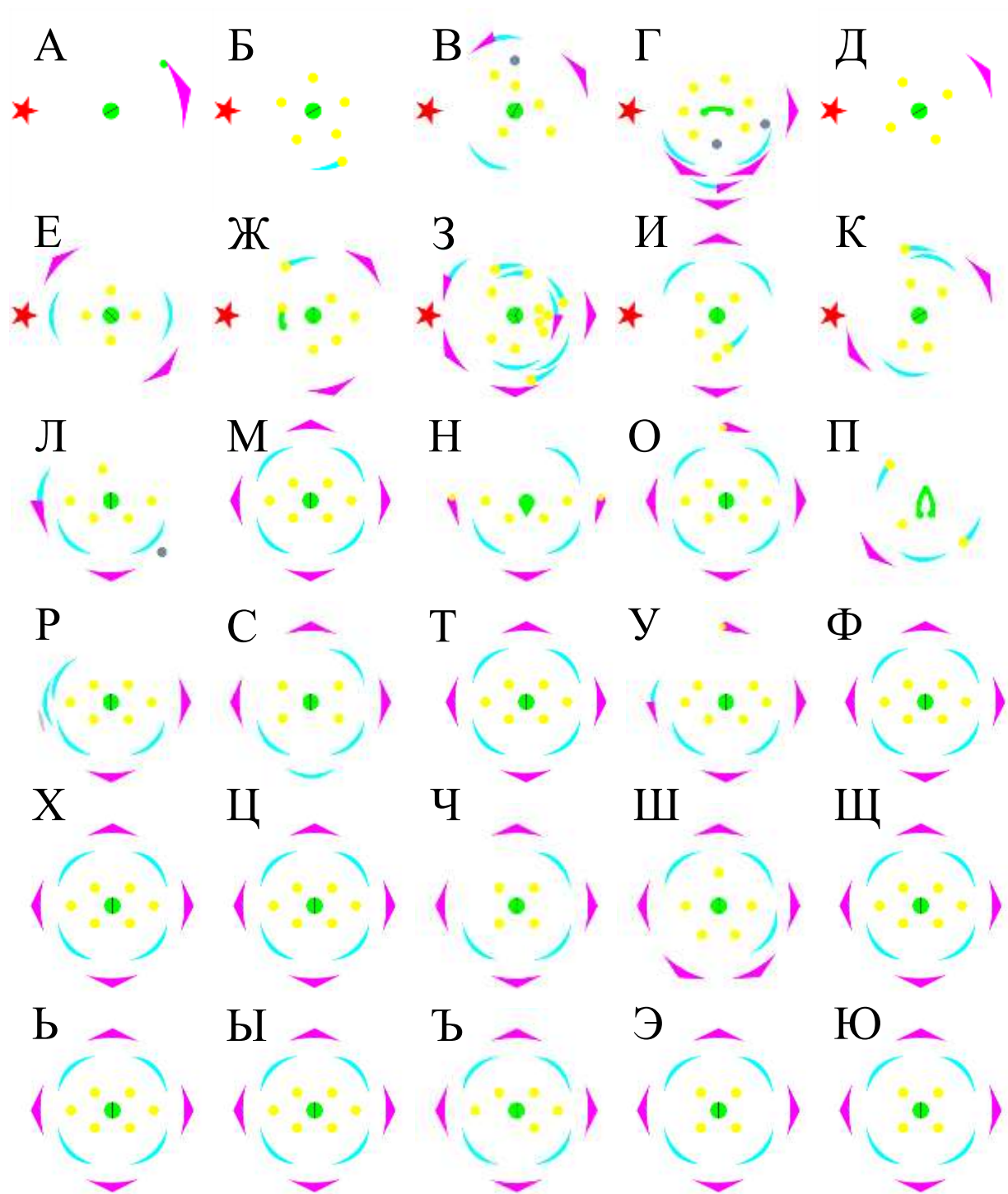


Рисунок 76. Индивидуальные диаграммы цветков мутанта *tfl1-13* (ось типа 1).

А–К – терминальные цветки, Л–Ф – верхние латеральные цветки, Х–Ю – второй сверху латеральный цветок. Н, О, У – есть «гибридный» орган между чашелистиком и тычинкой при наличии лепестков в цветке. Ш – цветок с 5 чашелистиками. Условные обозначения см. рис. 62, ось соцветия для всех диаграмм латеральных цветков находится сверху.

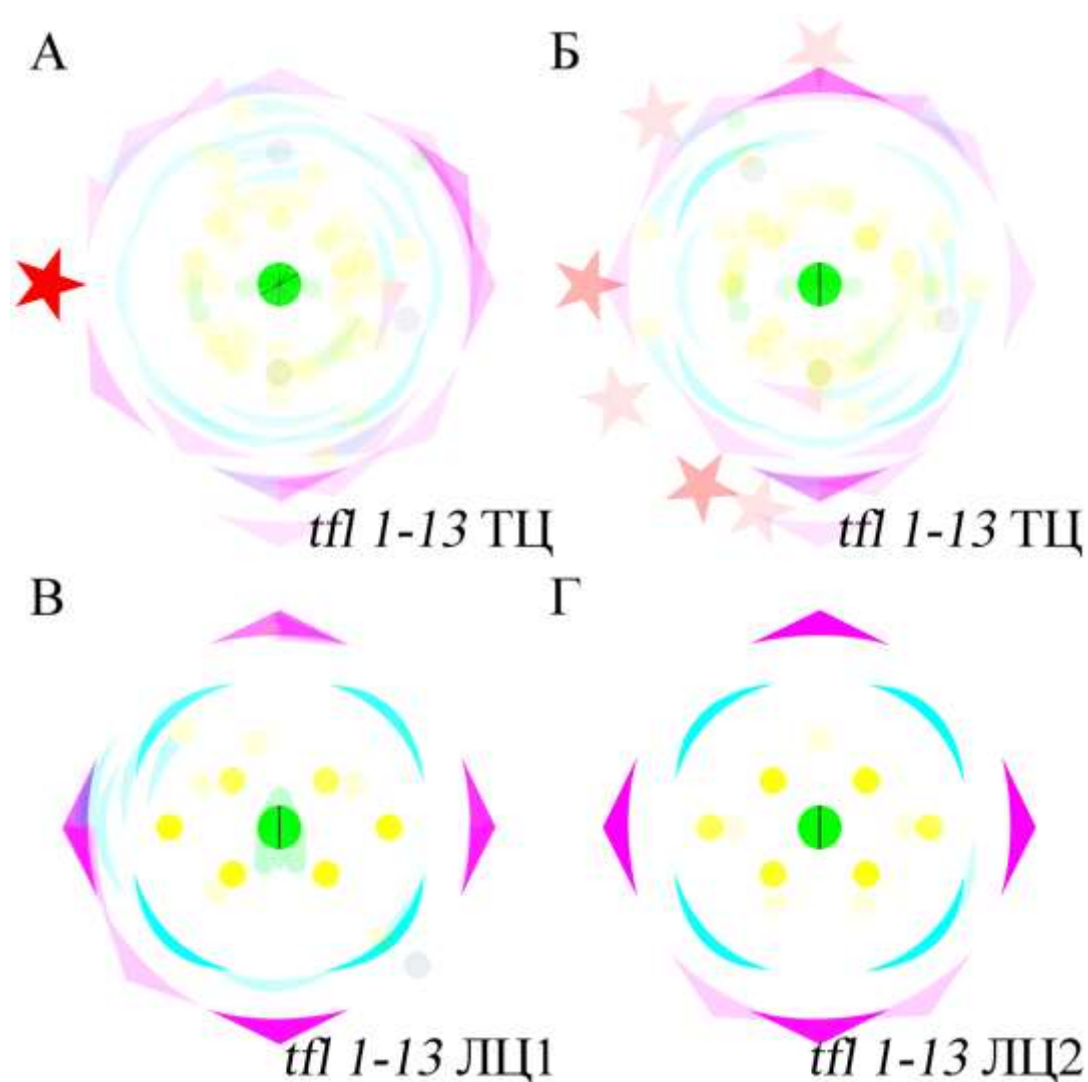


Рисунок 77. Обобщенные диаграммы терминального цветка и двух верхних боковых цветков у мутанта *A. thaliana tfl1-13* (ось типа 1).

А – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по положению ближайшего бокового цветка. Б – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по линии срастания плодолистиков и положению бокового цветка слева. В – обобщенная диаграмма верхнего бокового цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Г – обобщенная диаграмма второго сверху бокового цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Условные обозначения: сиреневым нарисованы чашелистики, голубым – лепестки, желтым – тычинки, зеленым – плодолистки (если плодолистик один, то направление брюшного шва показано носиком; если их два и более, то линии срастания показаны черной линией), серым – ниточки, красным – верхний боковой цветок.

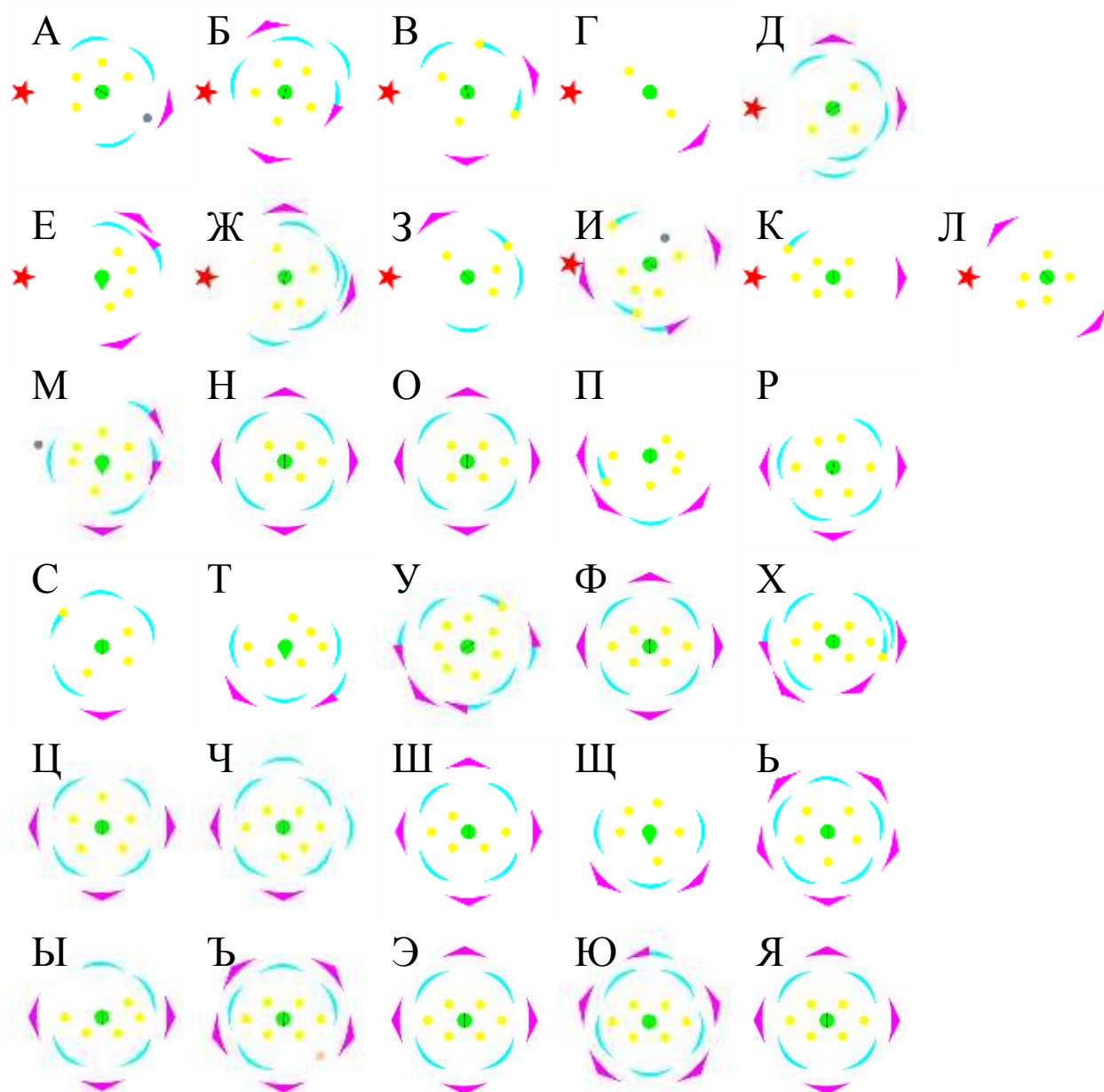


Рисунок 78. Индивидуальные диаграммы цветков мутанта *tfl1-13* (ось типа 2).

А–Л – терминальные цветки, М–Х – верхние латеральные цветки, Ц–Я – второй сверху латеральный цветок. Г – цветок с пестиком из 4 плодолистиков. Р, У – цветки ориентацией гинецея, отличной от типичного цветка. Ъ – пятичленный (кроме гинецея) цветок. Ъ – цветок с 5 чашелистиками и трубочкой на месте одного лепестка. Условные обозначения см. рис. 62, ось соцветия для всех диаграмм латеральных цветков находится сверху.

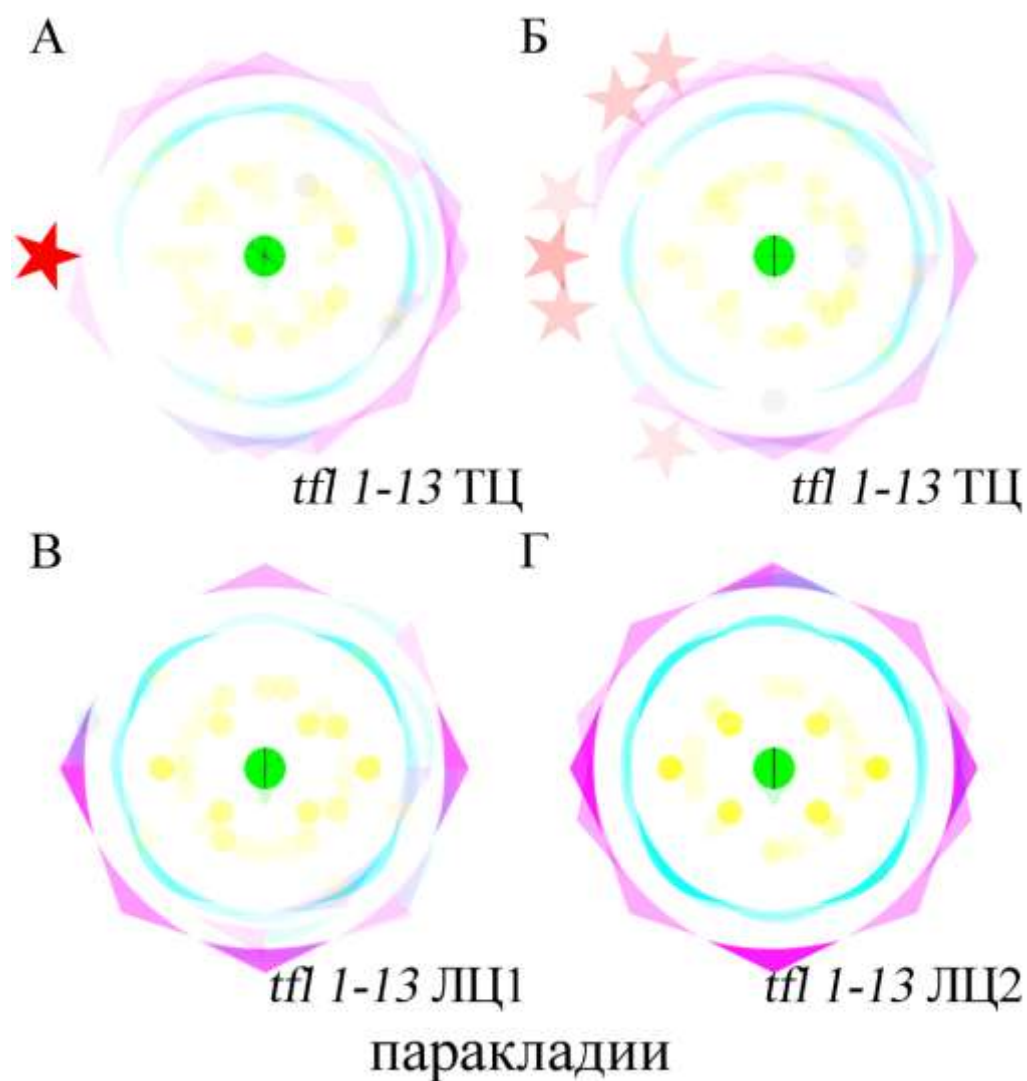


Рисунок 79. Обобщенные диаграммы терминального цветка и двух верхних боковых цветков у мутанта *A. thaliana tfl1-13* (ось типа 2p).

А – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 11 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по положению ближайшего бокового цветка. Б – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 11 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по линии срастания плодолистиков и положению бокового цветка слева. В – обобщенная диаграмма верхнего бокового цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Г – обобщенная диаграмма второго сверху бокового цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Условные обозначения: сиреневым нарисованы чашелистики, голубым – лепестки, желтым – тычинки, зеленым – плодолистки (если плодолистик один, то направление брюшного шва показано носиком; если их два и более, то линии срастания показаны черной линией), серым – ниточки, красным – верхний боковой цветок.

В составе ЛЦ1:2 *tfl1-13* (рис. 78, М-Х) больше всего встречается «гибридных» органов между чашелистиком и лепестком (всего 7 у 4 цветков) и между лепестками и тычинками (всего 5 у 5 цветков). У двух цветков положение перегородки не совпадает с ее положением в типичном боковом цветке (рис. 78, М-Х). На обобщенной диаграмме (рис. 79, В), составленной на основе 10 индивидуальных диаграмм, видно, что при достаточном разбросе положений чашелистиков, ярче выделяются позиции справа (90°), снизу (180°) и слева (270°), которые совпадают с позициями в диком типе, но здесь есть ослабление позиции сверху (0°). У лепестков наблюдается сильный разброс положений, который на обобщенной диаграмме практически формирует замкнутый круг, однако можно все равно видеть, что позиции дикого типа выделяются сильнее. Отметим, что диагональная позиция слева внизу немного слабее остальных преобладающих позиций. У тычинок также можно заметить немного более яркие позиции как в диком типе.

В составе ЛЦ2:2 *tfl1-13* (рис. 78, Ц-Я) единожды встречены такие аномальные органы, как трубочка, «гибридный» орган между чашелистиком и лепестком, гинецей с одним плодолистиком. Встречены два цветка с 5 чашелистиками, в одном из которых было также 5 лепестков. На обобщенной диаграмме (рис. 79, Г), составленной на основе 10 индивидуальных диаграмм, несмотря на сильный разброс положений, можно увидеть преобладание позиций дикого типа у чашелистиков, лепестков и тычинок. Однако у чашелистиков позиция сверху (0°) слабее остальных преобладающих позиций, как и в ЛЦ1:2. А среди лепестков данная позиция наоборот становится заметней.

Мутант *tfl1-14*. Ось тупа 1. В составе ТЦ 1 *tfl1-14* (рис. 80, А-К) встречаются раскрытые плодолистки (всего 8 у 3 цветков), «гибридные» органы между чашелистиком и плодолистиком (всего 4 у 3 цветков), между чашелистиком и лепестком (всего 4 у 4 цветков), между лепестком и тычинкой (всего 5 у 2 цветков), ниточки (всего 2 у 1 цветка). На обобщенной диаграмме, составленной на основе 10 индивидуальных диаграмм (рис. 81, А), совмещенных по положению ЛЦ1:1, нельзя выделить какого-либо приоритетного положения перегородки. Преобладающее положение у чашелистиков по диагонали сверху справа (135°). На обобщенной диаграмме (рис. 81, Б), построенной при совмещении по центру, наиболее преобладающее положение ЛЦ1:1 по диагонали слева снизу (225°). Преобладающие позиции у чашелистиков сверху (0°) и снизу (180°) четко выделяются, несмотря на значительный разброс положений. У лепестков преобладающих позиций нет. Среди тычинок ярче позиция по диагонали слева снизу (225°), вторые по яркости тычинки сверху (0°) и снизу (180°).

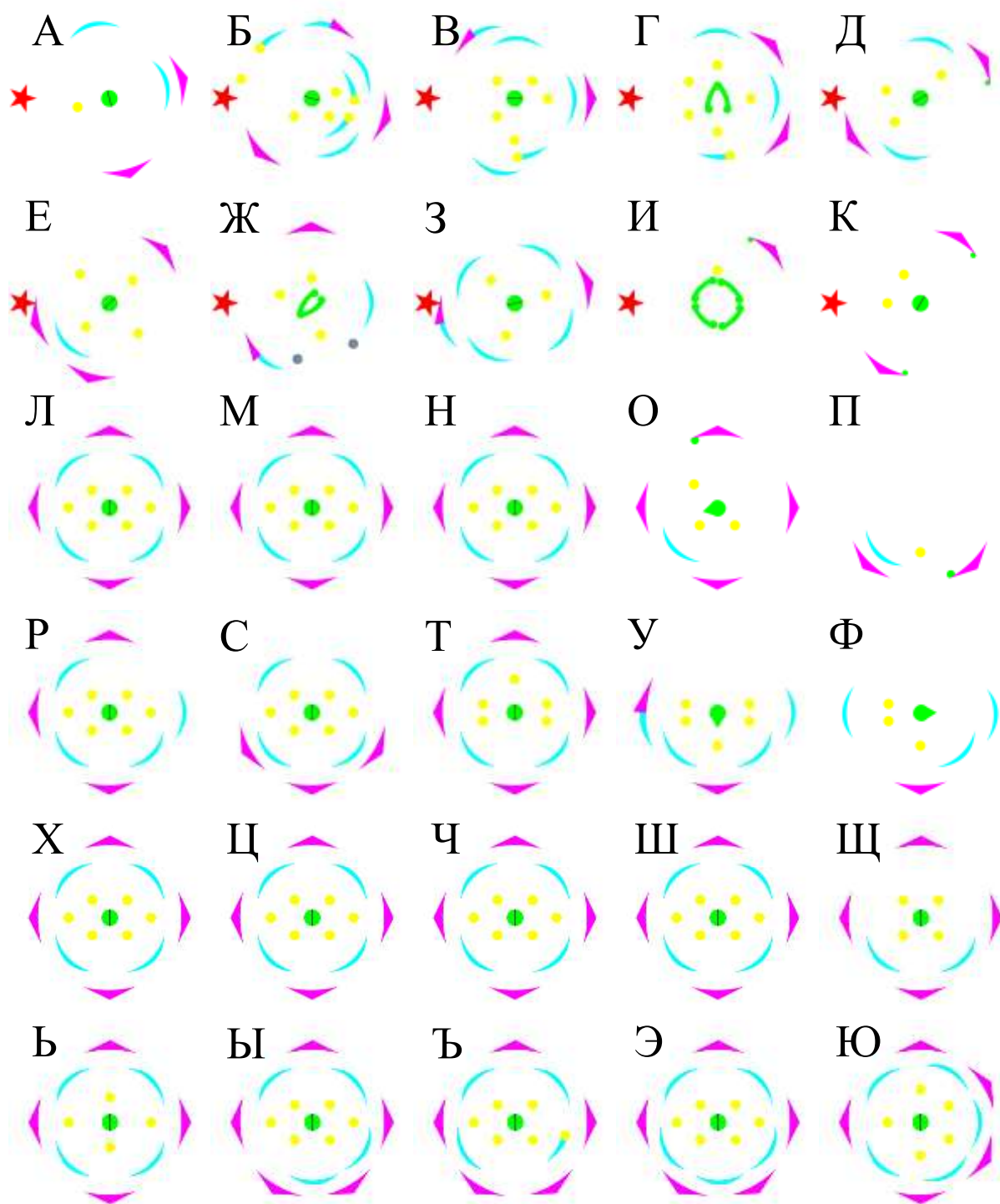


Рисунок 80. Индивидуальные диаграммы цветков мутанта *tfl1-14* (ось типа 1).

А–К – терминальные цветки, Л–Ф – верхние латеральные цветки, Х–Ю – второй сверху латеральный цветок. О, Ф – цветки с ориентацией гинецея, отличной от типичного цветка. П – крайне редуцированный цветок. Ы–Ю – цветки с 5 чашелистиками. Условные обозначения см. рис. 62, ось соцветия для всех диаграмм латеральных цветков находится сверху.

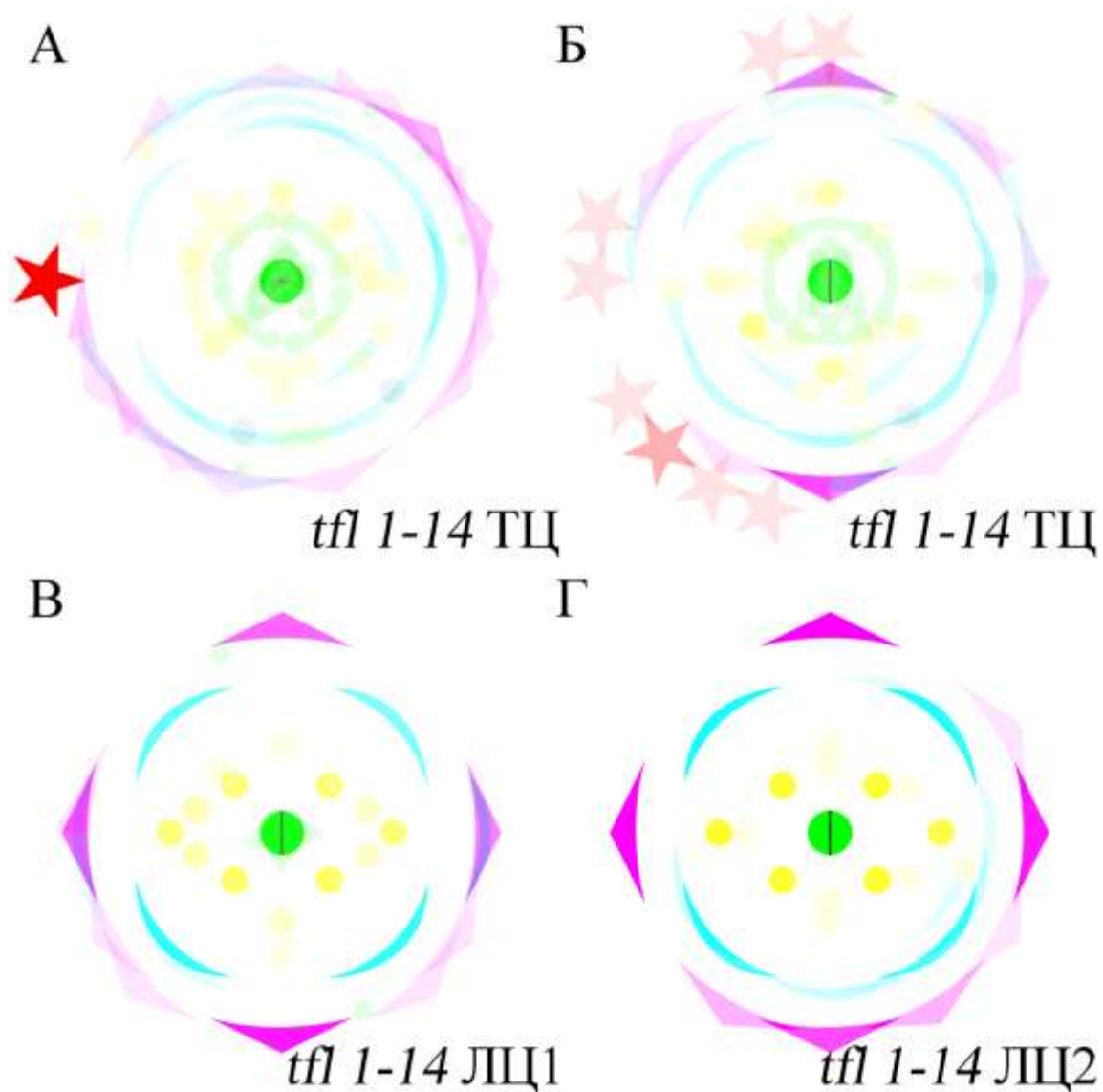


Рисунок 81. Обобщенные диаграммы терминального цветка и двух верхних боковых цветков у мутанта *A. thaliana tfl1-14* (ось типа 1).

А – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по положению ближайшего бокового цветка. Б – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по линии срастания плодолистиков и положению бокового цветка слева. В – обобщенная диаграмма верхнего бокового цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Г – обобщенная диаграмма второго сверху бокового цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Условные обозначения: сиреневым нарисованы чашелистики, голубым – лепестки, желтым – тычинки, зеленым – плодолистки (если плодолистик один, то направление брюшного шва показано носиком; если их два и более, то линии срастания показаны черной линией), серым – ниточки, красным – верхний боковой цветок.

В составе ЛЦ1:1 *tfl1-14* (рис. 80, Л-Ф) аномальных структур найдено очень мало: «гибридные» органы между чашелистиком и плодолистиком (всего 2 у 2 цветков), между чашелистиком и лепестком (всего 1), гинецей с одним плодолистиком (всего 1). Положение перегородки отличное от положения перегородки в диком типе в 2 цветках (рис. 80, Л-Ф). На обобщенной диаграмме (рис. 81, В), составленной на основе 10 индивидуальных диаграмм, разброс положений чашелистиков, лепестков и тычинок достаточный, однако преобладающие позиции такие же, как в диком типе. Отметим лишь ослабление позиции сбоку справа у чашелистиков, по отношению к остальным.

В составе ЛЦ2:1 *tfl1-14* (рис. 80, Х-Ю) найден только один «гибридный» орган между лепестком и тычинкой, остальные органы типичные. Отмечены 4 цветка с 5 чашелистиками, среди которых у двух цветков также 5 лепестков. На обобщенной диаграмме (рис. 81, Г), составленной на основе 10 индивидуальных диаграмм, несмотря на существенный разброс положений, преобладают позиции соответствующие таковым в диком типе.

Ось типа 2p. В составе ТЦ 2 *tfl1-14* (рис. 82, А-О) встречаются «гибридные» органы между чашелистиком и лепестком (всего 3 у 2 цветков), между лепестком и тычинкой (всего 1). Других аномальных органов встречено не было. Один раз были найдены: цветок с 3 плодолистиками (рис. 82, Д) и цветки с 8 тычинками и с 5 лепестками или 7 чашелистиками соответственно (рис. 82, В, Г). На обобщенной диаграмме (рис. 83, А), составленной на основе 14 индивидуальных диаграмм, совмещенных по положению ЛЦ1:2, преобладающее положение перегородки перпендикулярно линии соединяющей центры цветков (всего 6), второе по яркости положение - совпадающее с этой линией (всего 3). Мы видим, что наиболее приоритетные положения чашелистиков: сверху (90°), справа (180°), снизу (270°), а напротив бокового цветка, наоборот, одно из наиболее слабых положений. На обобщенной диаграмме (рис. 83, Б), построенной при совмещении по центру, преобладающее положение ЛЦ1:2 слева (270°), второе по яркости сверху (0°). У чашелистиков, лепестков и тычинок наблюдается значительный разброс в положениях ТЦ 2. Однако преобладающие положения чашелистиков – как в диком типе, но положения сверху (0°) и слева (270°) более слабые, чем остальные два. Преобладающие положения лепестков по диагонали справа (45° и 135°), две других позиции как в диком типе слабее и той же яркости, что и положение снизу (180°). Вообще, у лепестков на обобщенной диаграмме образуется практически непрерывной кольцо из положений примерно одинаковой яркости. У тычинок преобладают позиции сверху (0°), по диагонали справа снизу (135°) и снизу (180°).

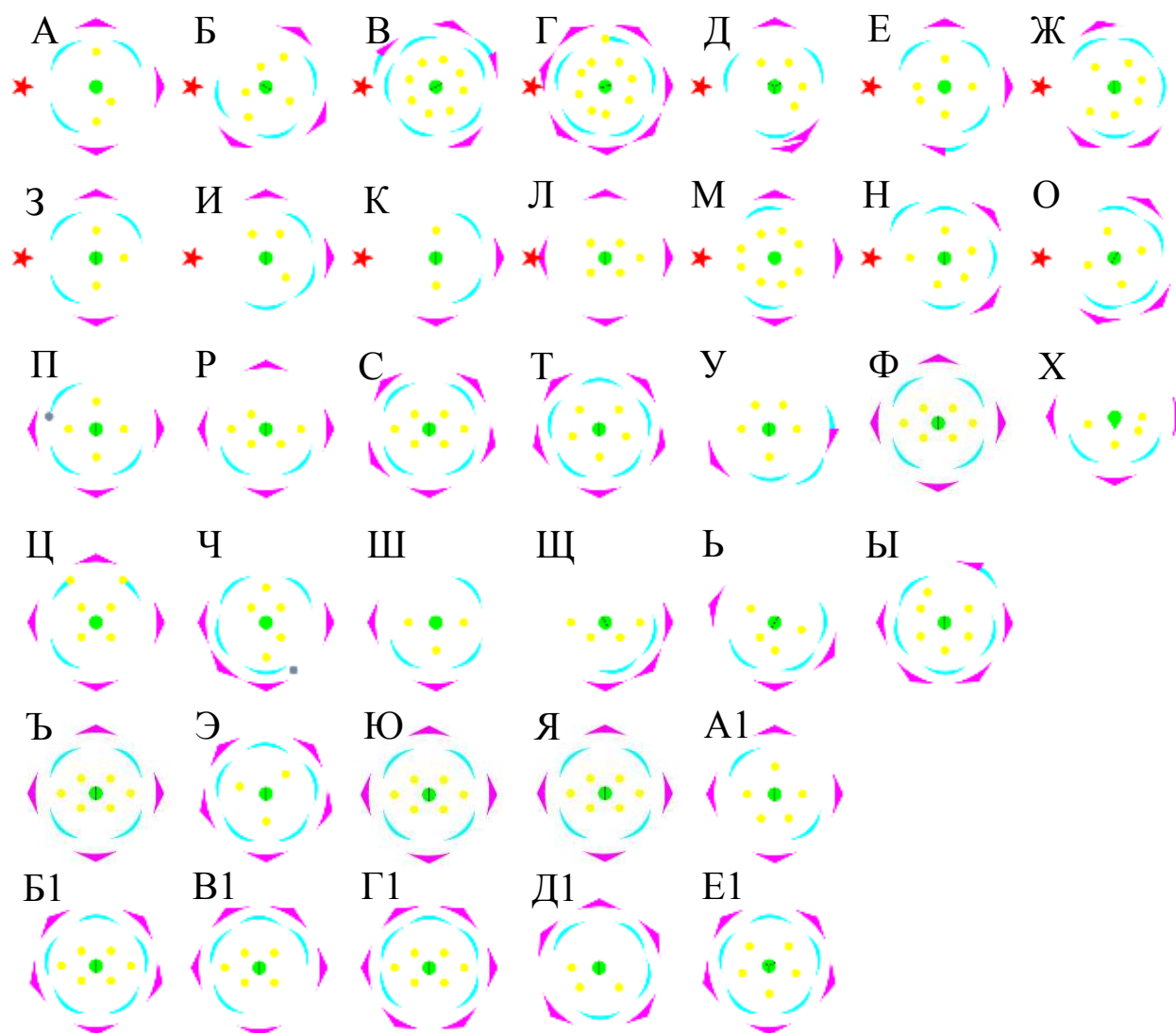


Рисунок 82. Индивидуальные диаграммы цветков мутанта *tfl1-14* (ось типа 2).

А–О – терминальные цветки, П–Ы – верхние латеральные цветки, Ъ–Е1 – второй сверху латеральный цветок. В, Г – полимерные терминальные цветки, случаи, которые крайне редки (в нашей выборке было только 2 этих цветка). В, Г – цветки с пятью чашелистиками. Ш–Ы – цветки с гинецеем, ориентированным не так, как типичном боковом цветке. Э, Б1, В1, Д1, Е1 – цветки с пятью чашелистиками. Условные обозначения см. рис. 62, ось соцветия для всех диаграмм латеральных цветков находится сверху.

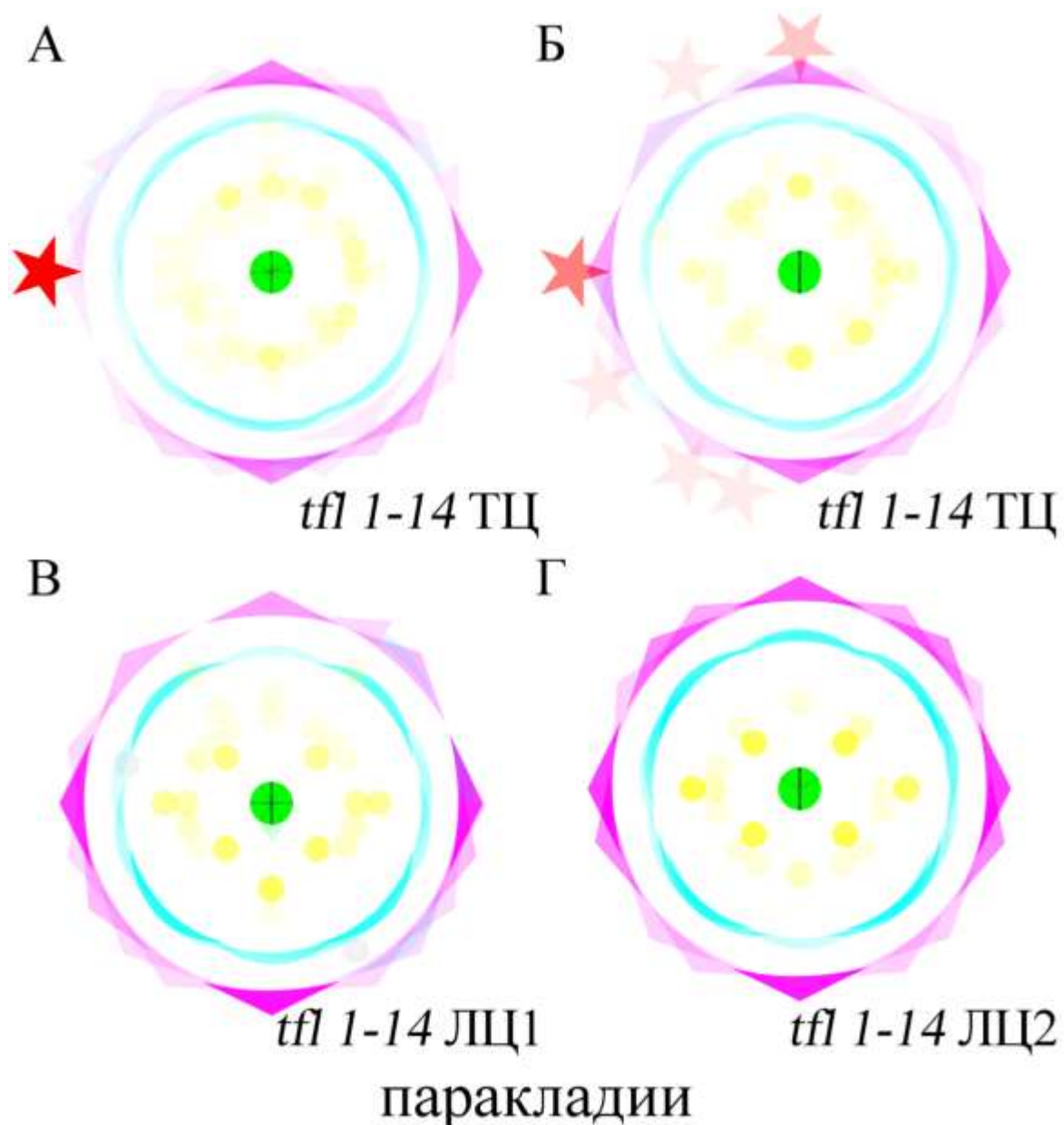


Рисунок 83. Обобщенные диаграммы терминального цветка и двух верхних боковых цветков у мутанта *A. thaliana tfl1-14* (ось типа 2p).

А – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 14 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по положению ближайшего бокового цветка. Б – обобщенная диаграмма терминального цветка, составленная из 14 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по линии срастания плодолистиков и положению бокового цветка слева. В – обобщенная диаграмма верхнего бокового цветка, составленная из 13 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Г – обобщенная диаграмма второго сверху бокового цветка, составленная из 10 индивидуальных диаграмм, где совмещение шло по расположению терминального цветка (на данной диаграмме он расположен строго сверху). Условные обозначения: сиреневым нарисованы чашелистики, голубым – лепестки, желтым – тычинки, зеленым – плодолистки (если плодолистик один, то направление брюшного шва показано носиком; если их два и более, то линии срастания показаны черной линией), серым – ниточки, красным – верхний боковой цветок.

В составе ЛЦ1:2 *tfl1-14* (рис. 82, П-Ы) найдены ниточки (всего 2 у 2 цветков), «гибридные» органы между чашелистиком и лепестком (всего 2 у 2 цветков), между лепестком и тычинкой (всего 2 у 1 цветка), гинецей с одним плодолистиком (всего 1). Встречены два цветка с 5 чашелистиками, один из которых был с 5 лепестками. На обобщенной диаграмме (рис. 83, В), составленной на основе 13 индивидуальных диаграмм, видно преобладающее положение перегородки (всего 8) в медианной плоскости, однако второе по яркости (всего 3) положение в трансверзальной. У чашелистиков, лепестков и тычинок наблюдается сильный разброс в положениях, однако преобладающие положения соответствуют положению органов в диком типе, за одним исключением: позиция чашелистиков сверху (0°) очень ослаблена относительно остальных.

В составе ЛЦ2:2 *tfl1-14* (рис. 82, Ъ-Е1) не найдено каких-либо аномальных органов, кроме одного случая гинецея с 3 плодолистиками. Однако у 5 цветков из 10 изученных было 5 чашелистиков, а из этих 5 цветков у двух было 5 лепестков, а у одного – гинецей с 3 плодолистиками. Найден один цветок с 6 чашелистиками и 5 лепестками. На обобщенной диаграмме (рис. 83, Г), составленной по 10 индивидуальным диаграммам, преобладающие позиции чашелистиков – такие же, как в диком типе. Вторые по яркости – две диагональных позиции на адаксиальной стороне цветка (45° и 315°). Преобладающих положений лепестков 5: абаксиальные диагональные, как в диком типе (135° и 225°), два адаксиальных диагональных (30° и 330°) и адаксиальное (0°). Все эти позиции одинаковой яркости. Надо отметить очень большой и достаточно сплошной разброс позиций у чашелистиков и лепестков. У тычинок разброс меньше, и преобладают позиции как в диком типе.

Статистическая обработка данных. Перед описанием выявленных различий, надо оговорить, что все конкретные параметры, полученные в ходе статистических исследований, такие как объем выборки, р-значения критерия Kruskal-Wallis и р-значения попарных сравнений критериев Mann-Whitney или Siegel & Castellan, приведены в таблицах 16-23 в приложении, чтобы не перегружать описания. В тексте будут приведен только объем выборки (N) и такое р-значение попарного сравнения выборок, при котором остальные р-значения либо равны приведенному, либо меньше него. При сравнении нескольких (больше 2) групп выборок все отличия приводятся только в том случае, если конкретные р-значения критерия Kruskal-Wallis, которые приведены только (!) в вышеперечисленных таблицах, меньше 0,05 (то есть фактор влияет на параметр).

Сравнение мутантов по разным генам. При всех сравнениях мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* мы использовали критерий Mann-Whitney. Мутанты *tfl1* и *tfl2* (фактор – ген:

TFL1, *TFL2*) отличаются друг от друга по числу органов в ТЦ 1 (N=79). Число чашелистиков, лепестков, тычинок и общая сумма органов в ТЦ 1 у *tfl2-1* достоверно меньше ($p<0,0015$) соответствующих значений *tfl1* (рис. 84, табл. 16). Оси типа 1 (N=100) мутантов *TFL1* и *TFL2* достоверно различаются между собой по числу розеточных листьев, боковых цветков, боковых цветков без брактей и числу узлов выше розетки ($p<0,017$, рис. 85, табл. 16). Отметим, что у растений *tfl2-1* статистически достоверно больше розеточных листьев и значимо меньше число узлов выше розетки, чем у мутанта *tfl1*, однако общая сумма всех боковых органов на главной оси между мутантами не имеет значимых различий. Раскрытые плодолистики встречаются достоверно чаще ($p=0,006$) в цветках у мутанта *tfl2-1* (N=61), чем у *tfl1* (N=254), несмотря на то, что выборка *tfl2-1* практически в 3 раза меньше (рис. 86, табл. 16).

Сравнение мутантов по гену *TFL1* (*tfl1-2*, *tfl1-11*, *tfl1-12*, *tfl1-13*, *tfl1-14*). При всех сравнениях изученных мутантов *tfl1* мы использовали критерий Kruskal-Wallis и попарное сравнение выборок по критерию Siegel & Castellan. Достоверных отличий в строении ТЦ, ЛЦ на оси типа 1 (N=60) у вышеперечисленных мутантов *tfl1* найдено не было (табл. 17). Однако были найдены отличия в строении ТЦ 2 по числу органов в цветке (N=28). Число чашелистиков, лепестков в ТЦ 2 достоверно меньше ($p<0,032$) у мутанта *tfl1-11*, чем у мутантов *tfl1-13* и *tfl1-14*; сумма органов ТЦ 2 *tfl1-11* достоверно меньше ($p=0,014$), чем *tfl1-14* (рис. 88, табл. 17). Эти данные лишь подчеркивают некоторую обособленность строения ТЦ 2 у мутантов *tfl1-11*, что было заметно и на обобщенных диаграммах (рис. 75). При сравнении мутантов *tfl1* по оси типа 1 (N=79) было выявлено, что число розеточных листьев у *tfl1-2* достоверно меньше ($p<0,017$), чем у других изученных мутантов; число стеблевых листьев у *tfl1-11* достоверно меньше ($p<0,044$), чем у *tfl1-14* и *tfl1-2*; число боковых цветков без брактей у *tfl1-14* достоверно меньше ($p<0,046$), чем у *tfl1-11* и *tfl1-13*; сумма боковых органов у *tfl1-13* достоверно больше ($p<0,026$), чем у *tfl1-14* и *tfl1-2* (рис. 88, табл. 17). При сравнении мутантов *tfl1-11*, *tfl1-13*, *tfl1-14* по параметрам оси типа 2p (N=39) выявлено, что число стеблевых листьев, боковых цветков, боковых цветков без брактей и число узлов от розетки у *tfl1-14* достоверно меньше ($p<0,048$), чем у *tfl1-11* и *tfl1-13* (рис. 89, табл. 17). При сравнении мутантов *tfl1-11*, *tfl1-13*, *tfl1-14* по оси типа 3p (N=34) было найдено, что число боковых цветков без брактей у *tfl1-11* достоверно больше ($p=0,01$), чем у *tfl1-13* (рис. 90, табл. 17).

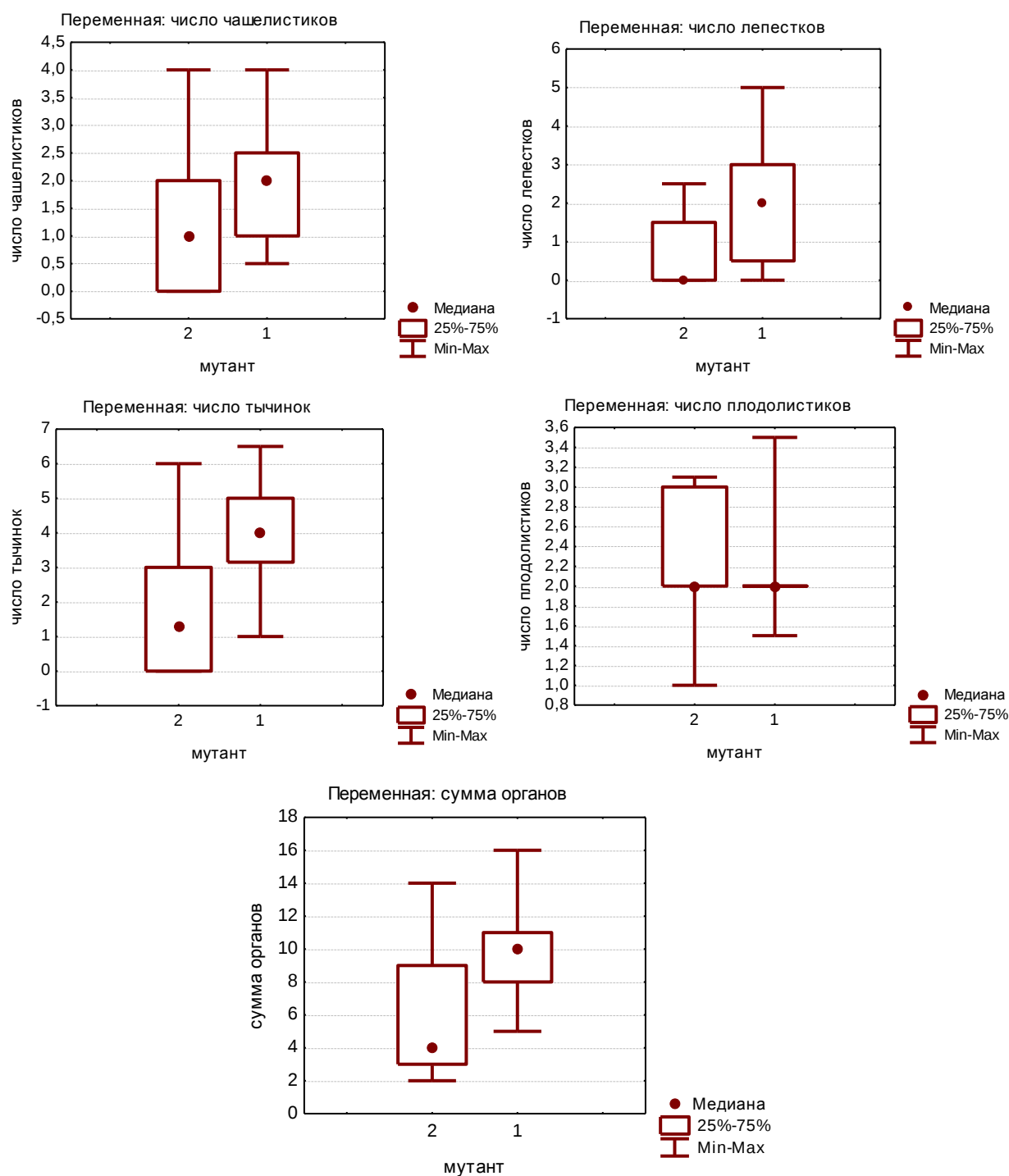


Рисунок 84. Сравнение терминальных цветков на оси типа 1 у мутантов *tfl2* и *tfl1* на графиках «ящики с усами» (N=79).

Число чашелистиков, лепестков, тычинок и общая сумма органов в ТЦ 1 у *tfl2-1* достоверно меньше ($p < 0,0015$) соответствующих значений *tfl1*. Условные обозначения: по оси X – 2 – *tfl2* и 1 – *tfl1*.

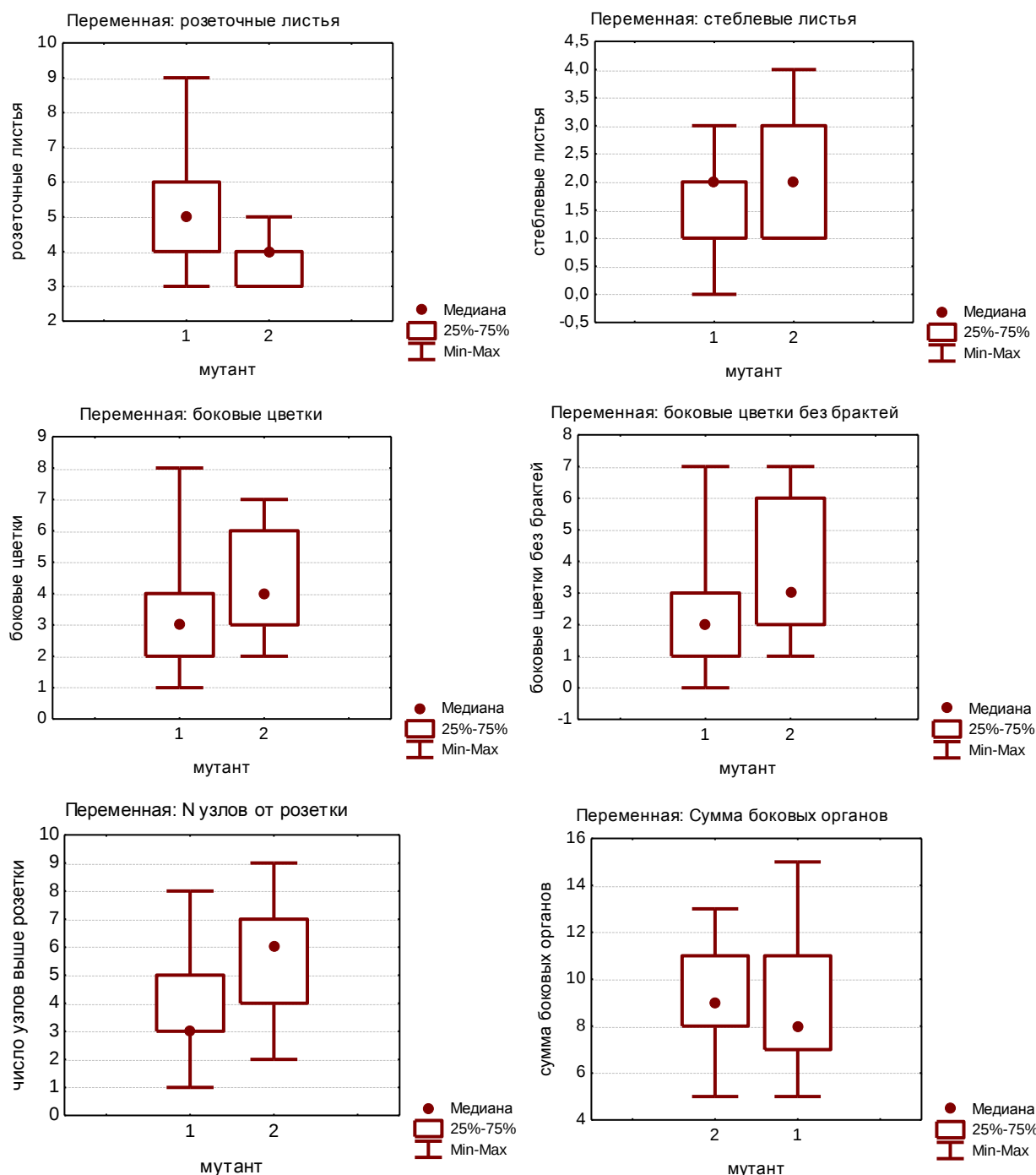


Рисунок 85. Сравнение различных боковых органов на оси 1 порядка мутантов *tfl2* и *tfl1* на графиках «ящики с усами» (N=100).

Оси типа 1 (N=100) мутантов *TFL1* и *TFL2* достоверно различаются между собой по числу розеточных листьев, боковых цветков, боковых цветков без брактей и числу узлов выше розетки ($p < 0,017$). Условные обозначения: по оси X – 2 – *tfl2* и 1 – *tfl1*.

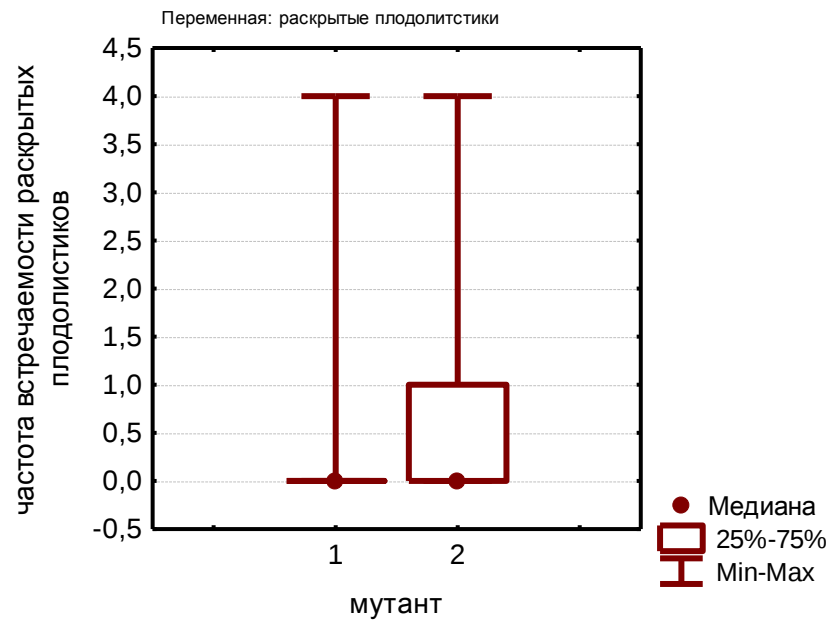


Рисунок 86. Сравнение частот встречаемости раскрытых плодолистиков у мутантов *tfl2* и *tfl1* на графиках «ящики с усами» (N=315).

Раскрытые плодолистки встречаются достоверно чаще ($p=0,006$) в цветках у мутанта *tfl2-1*, чем у *tfl1*. Условные обозначения по оси X: 2 – *tfl2* и 1 – *tfl1*.

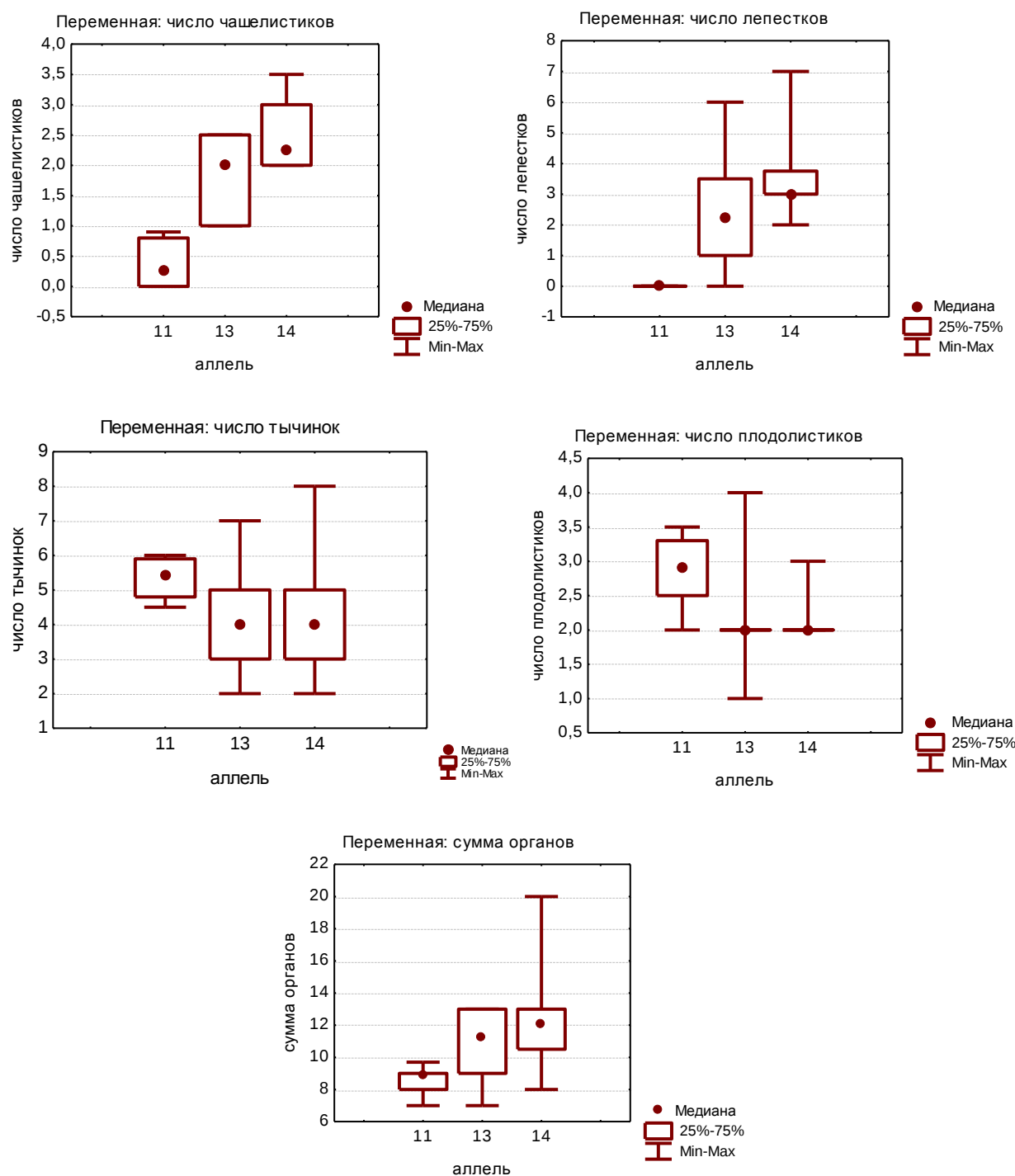


Рисунок 87. Сравнение мутантов по гену *TFL1* по строению ТЦ 2 на графиках «ящики с усами» (N=28).

Число чашелистиков, лепестков в ТЦ 2 достоверно меньше ($p < 0,032$) у мутанта *tfl1-11*, чем у мутантов *tfl1-13* и *tfl1-14*; сумма органов ТЦ 2 *tfl1-11* достоверно меньше ($p = 0,014$), чем *tfl1-14*. Условные обозначения по оси X: 11 – *tfl1-11*, 13 – *tfl1-13*, 14 – *tfl1-14*.

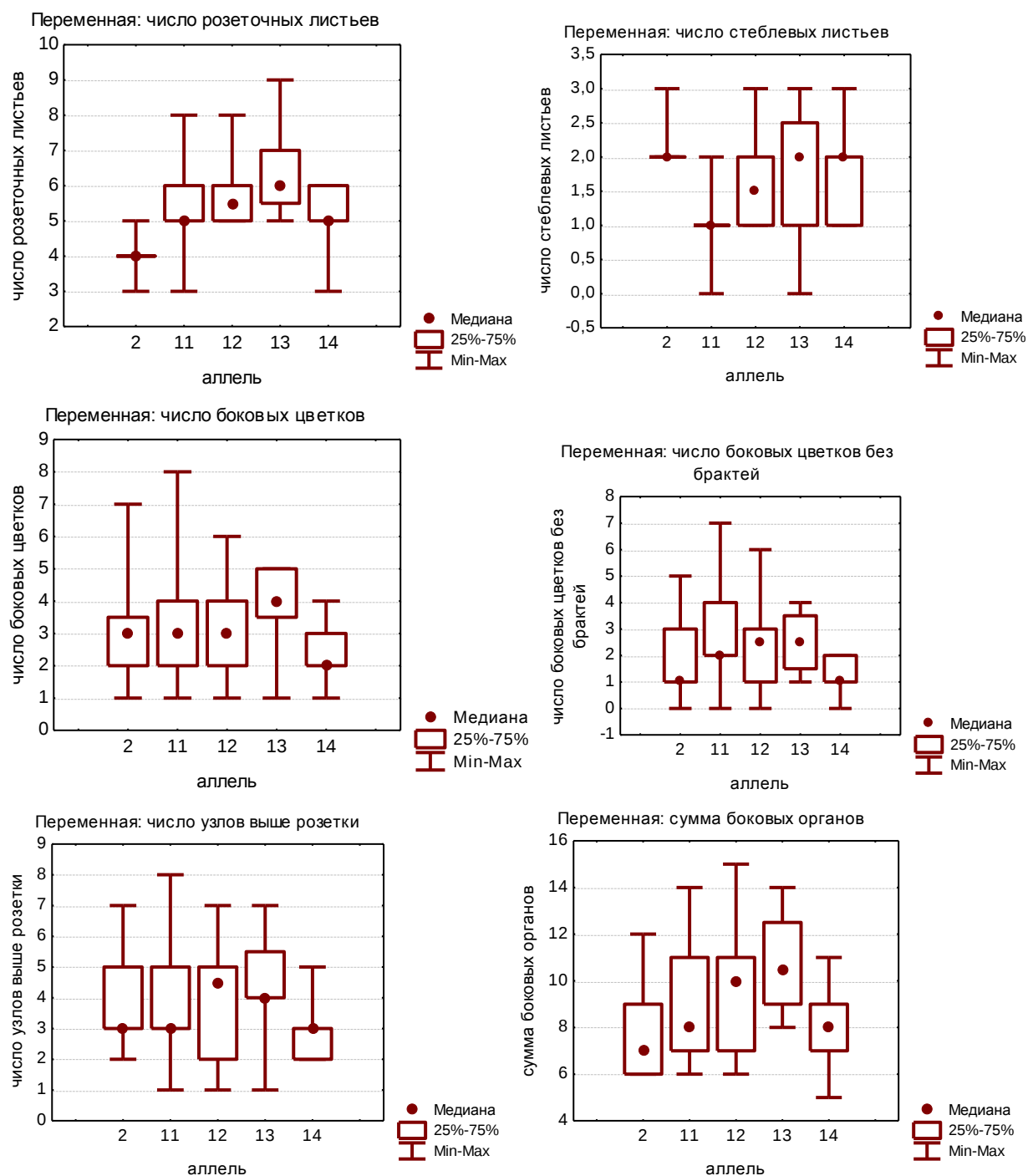


Рисунок 88. Сравнение изученных мутантов *tfl1* по некоторым параметрам главной оси на графиках «ящики с усами» (N=79).

Число розеточных листьев у *tfl1-2* достоверно меньше ($p < 0,017$), чем у других изученных мутантов; число стеблевых листьев у *tfl1-11* достоверно меньше ($p < 0,044$), чем у *tfl1-14* и *tfl1-2*; число боковых цветков без брактей у *tfl1-14* достоверно меньше ($p < 0,046$), чем у *tfl1-11* и *tfl1-13*; сумма боковых органов у *tfl1-13* достоверно больше ($p < 0,026$), чем у *tfl1-14* и *tfl1-2*. Условные обозначения по оси X: 2 - *tfl1-2*, 11 - *tfl1-11*, 12 - *tfl1-12*, 13 - *tfl1-13*, 14 - *tfl1-14*.

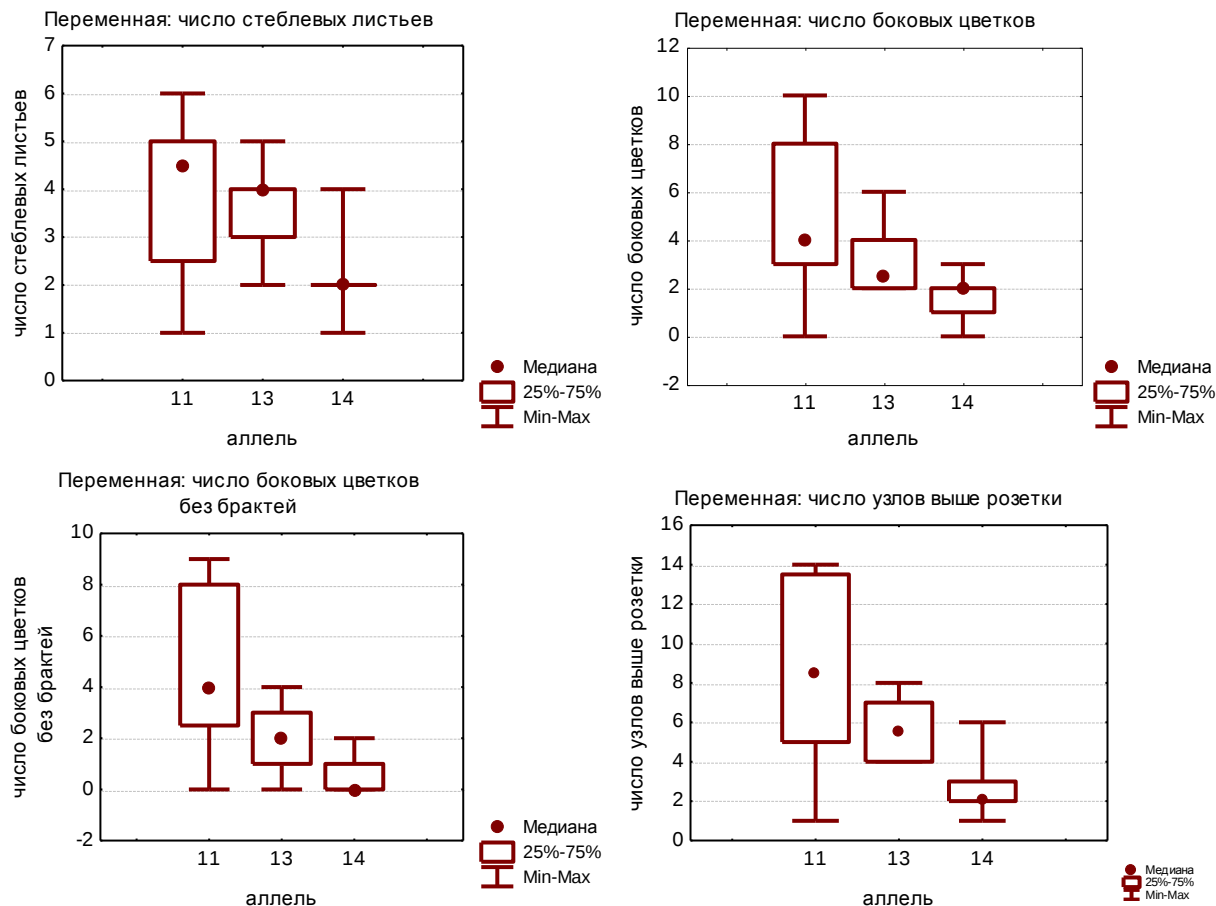


Рисунок 89. Сравнение мутантов *tf1-11*, *tf1-13*, *tf1-14* по некоторым параметрам оси типа 2у на графиках «ящики с усами» (N=39).

Число стеблевых листьев, боковых цветков, боковых цветков без брактей и число узлов от розетки у *tf1-14* достоверно меньше ($p < 0,048$), чем у *tf1-11* и *tf1-13*. Условные обозначения по оси X: 11 – *tf1-11*, 13 – *tf1-13*, 14 – *tf1-14*.

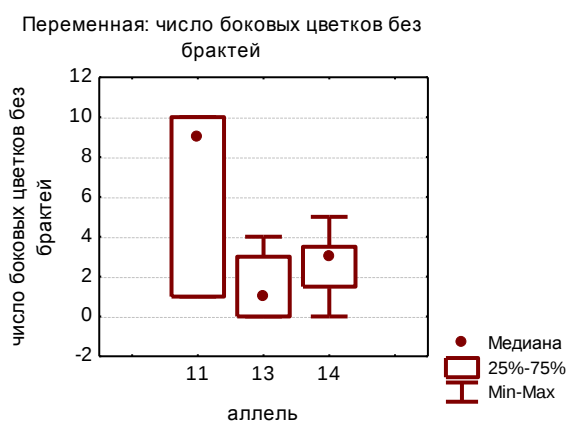


Рисунок 90. Сравнение мутантов *tf1-11*, *tf1-13*, *tf1-14* по некоторым параметрам оси типа 3у на графиках «ящики с усами» (N=34).

Число боковых цветков без брактей у *tf1-11* достоверно больше ($p = 0,01$), чем у *tf1-13*. Условные обозначения по оси X: 11 – *tf1-11*, 13 – *tf1-13*, 14 – *tf1-14*.

При объединенной выборке ($N=130$) по всем порядкам (оси типа 1, 2р, 3р) были выявлено, что число стеблевых листьев у *tfl1-13* достоверно больше ($p<0,033$), чем у *tfl1-14* и *tfl1-11*; число боковых цветков, боковых цветков без бракт и число узлов от розетки у *tfl1-14* достоверно меньше ($p<0,023$), чем у *tfl1-11* и *tfl1-13* (рис. 91, табл. 17). По числу узлов выше розетки можно судить о скорости терминации оси, и данные на графике (рис. 91) отражают данные, полученные в днях: *tfl1-14* образует ТЦ раньше всех, *tfl1-13* на день позже, *tfl1-11* на 3-4 дня позже. При сравнении изученных мутантов *tfl1* по частотам встречаемости «гибридных» органов и других отклонений в строении цветка отличий найдено не было.

Сравнение цветков и порядков внутри каждого отдельного мутанта. При всех сравнениях цветков мы использовали критерий Kruskal-Wallis и попарное сравнение выборок по критерию Siegel & Castellan.

У мутанта *tfl2-1* при сравнении цветков между собой ($N=72$) по следующим параметрам: число чашелистиков, лепестков, тычинок и сумма органов – были выявлены достоверные отличия ($p<0,0067$) в строении ТЦ от остальных боковых цветков ЛЦ1/2/3 (рис. 92, табл. 18). Как видно из графиков (рис. 92), число органов в ТЦ (кроме числа плодолистиков) меньше, чем во всех боковых цветках. Достоверных отличий по числу плодолистиков найдено не было, хотя на графике видна тенденция к увеличению числа плодолистиков в ТЦ (=1 цветок).

У мутанта *tfl1-14* при сравнении цветков по объединенной по всем порядкам выборке ($N=70$) было найдено, что число чашелистиков ТЦ достоверно меньше ($p<0,02$), чем в ЛЦ1-3, число тычинок ТЦ достоверно меньше ($p<0,012$), чем в ЛЦ1/2, сумма органов ТЦ достоверно меньше ($p<0,022$), чем в ЛЦ2/3 (рис. 93, табл. 18). В свою очередь число чашелистиков в ЛЦ1, как уже было описано выше, достоверно больше, чем в ТЦ, но достоверно меньше ($p<0,037$), чем в ЛЦ2/3 (табл. 18). На графике (рис. 93) видно, что у ЛЦ3 50% выборки имеет число чашелистиков равное 5, у ЛЦ2 также встречается 5 чашелистиков и 5 лепестков. У данного мутанта есть тенденция к увеличению числа органов цветков относительно дикого типа в ЛЦ2/3. Сравнение порядков по ТЦ ($N=22$) выявило, что число чашелистиков на оси типа 1 достоверно меньше ($p=0,011$), чем на оси типа 2р (рис. 94, табл. 18). На графиках (рис. 94) видно, что есть тенденция к возрастанию числа чашелистиков, лепестков, тычинок и суммы органов с возрастанием порядка, в то время как увеличение числа плодолистиков в ТЦ более присуща оси типа 1. Сравнение порядков между собой по строению ЛЦ1, всех боковых цветков и всех цветков вместе никаких достоверных различий не выявило.

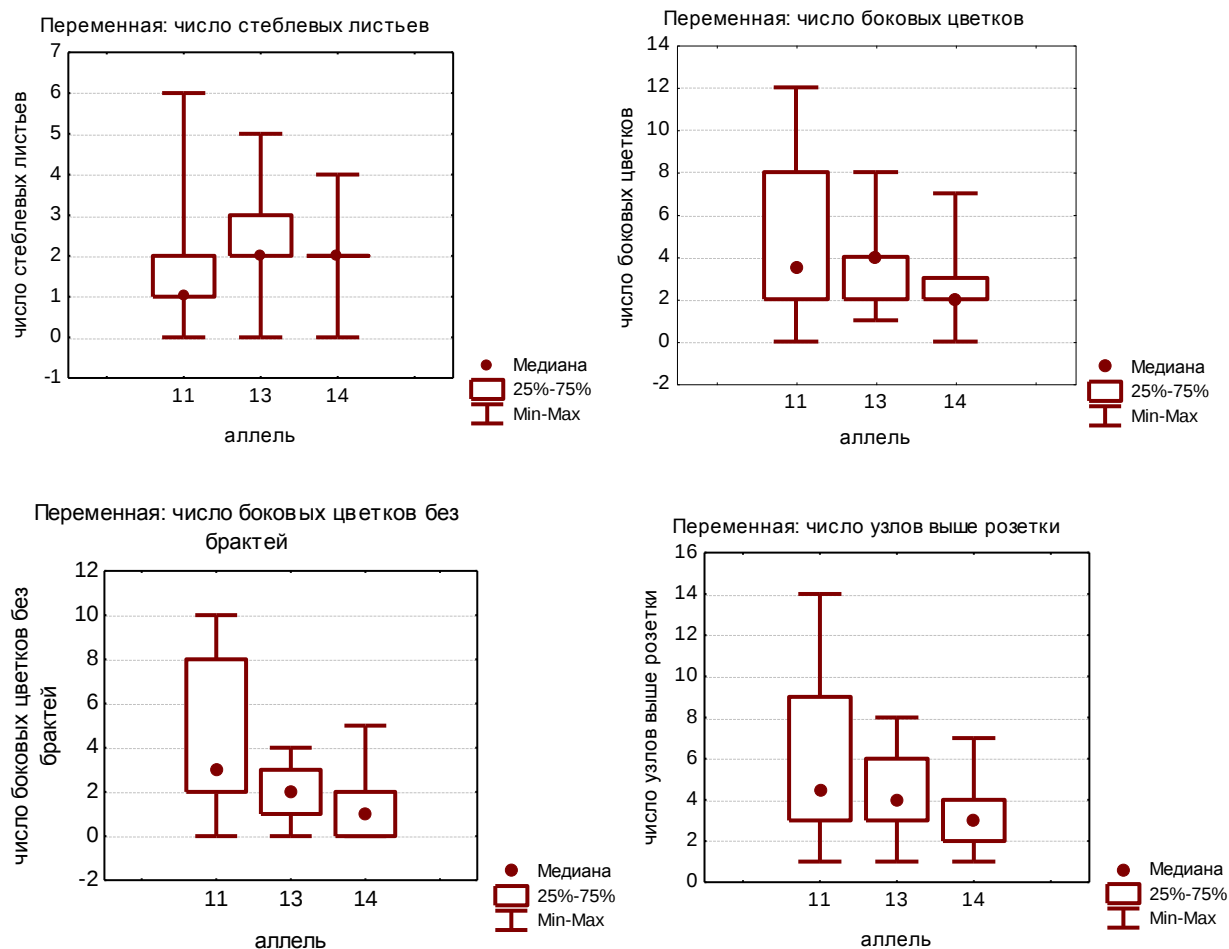


Рисунок 91. Сравнение мутантов *tf1-11*, *tf1-13*, *tf1-14* по некоторым параметрам на объединенной выборке по порядкам на графиках «ящики с усами» (N=130).

Число стеблевых листьев у *tf1-13* достоверно больше ($p < 0,033$), чем у *tf1-14* и *tf1-11*; число боковых цветков, боковых цветков без брактей и число узлов от розетки у *tf1-14* достоверно меньше ($p < 0,023$), чем у *tf1-11* и *tf1-13*. Условные обозначения по оси X: 11 – *tf1-11*, 13 – *tf1-13*, 14 – *tf1-14*.

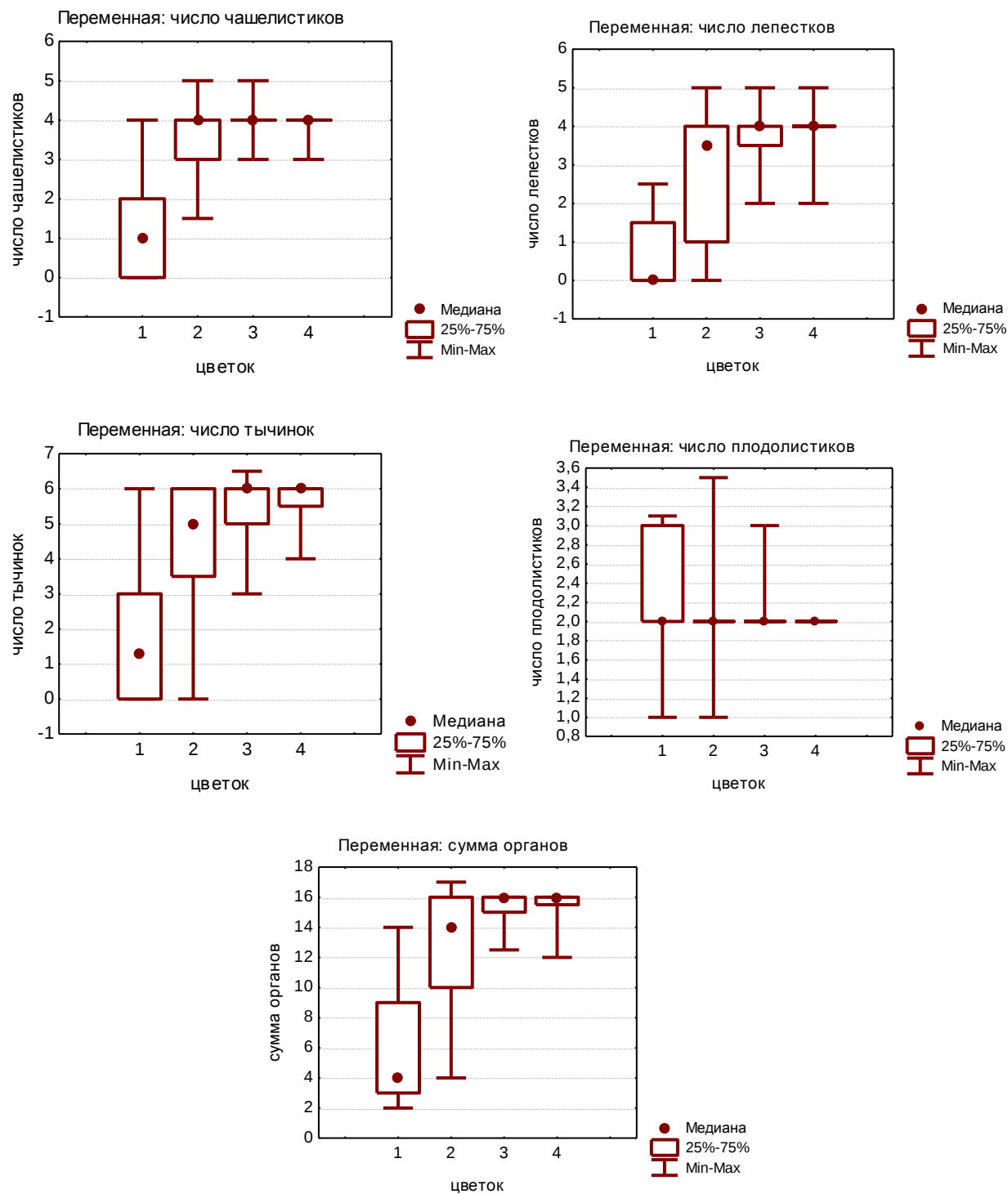


Рисунок 92. Сравнение цветков у мутанта *tfl2-1* на графиках «ящики с усами» (N=72).

Число органов в ТЦ (кроме числа плодолистиков) достоверно меньше ($p < 0,0067$), чем во всех боковых цветках. Достоверных отличий по числу плодолистиков найдено не было, хотя на графике видна тенденция к увеличению числа плодолистиков в ТЦ (=1 цветок). Условные обозначения по оси X: 1 – ТЦ, 2 – ЛЦ1, 3 – ЛЦ2, 4 – ЛЦ3.

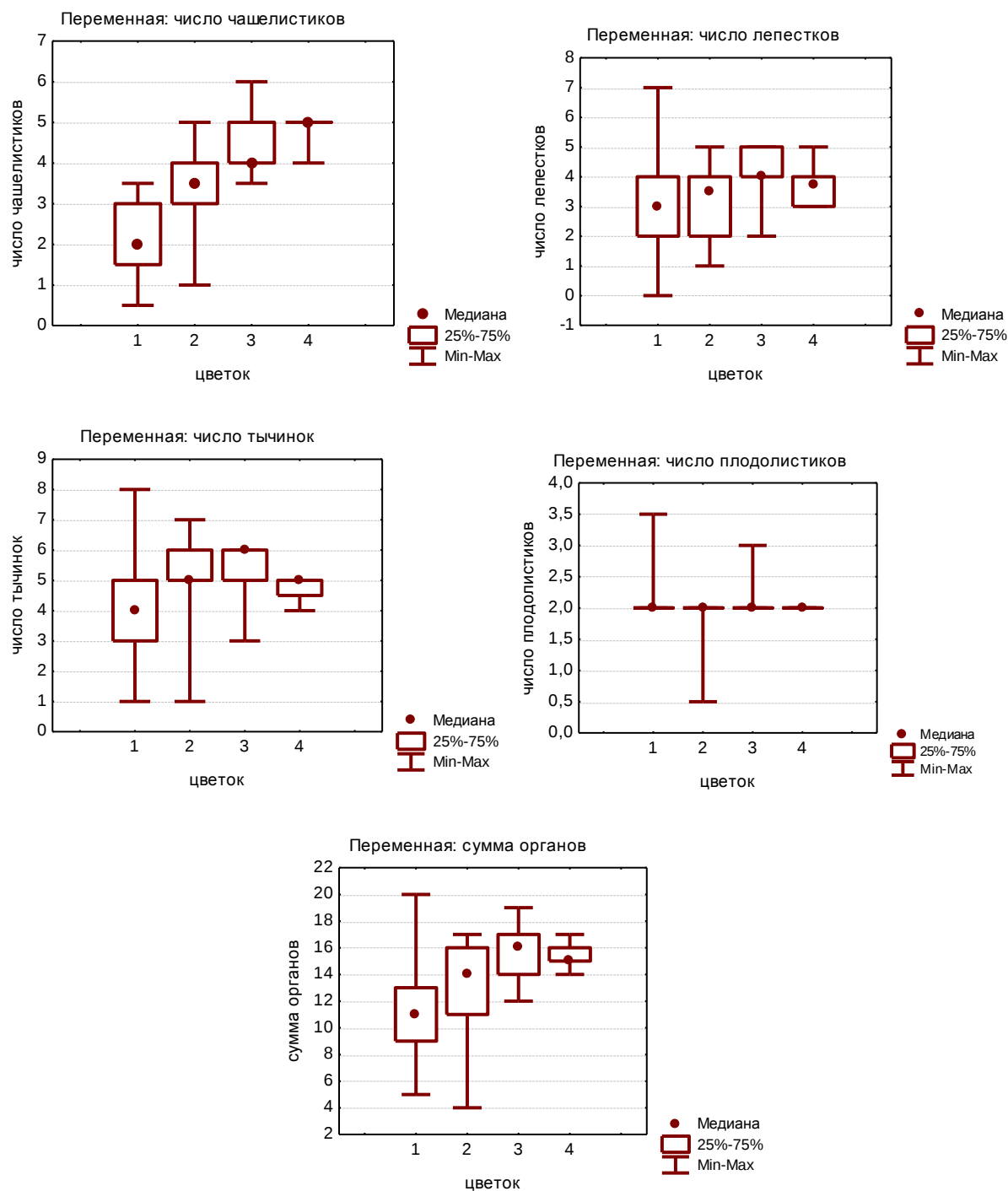


Рисунок 93. Сравнение цветков у мутанта *tfl1-14* по объединенной по всем порядкам выборке на графиках «ящики с усами» (N=70).

Число чашелистиков ТЦ достоверно меньше ($p < 0,02$), чем в ЛЦ1-3, число тычинок ТЦ достоверно меньше ($p < 0,012$), чем в ЛЦ1/2, сумма органов ТЦ достоверно меньше ($p < 0,022$), чем в ЛЦ2/3. Достоверных отличий по числу плодolistиков найдено не было. Условные обозначения по оси X: 1 – ТЦ, 2 – ЛЦ1, 3 – ЛЦ2, 4 – ЛЦ3.

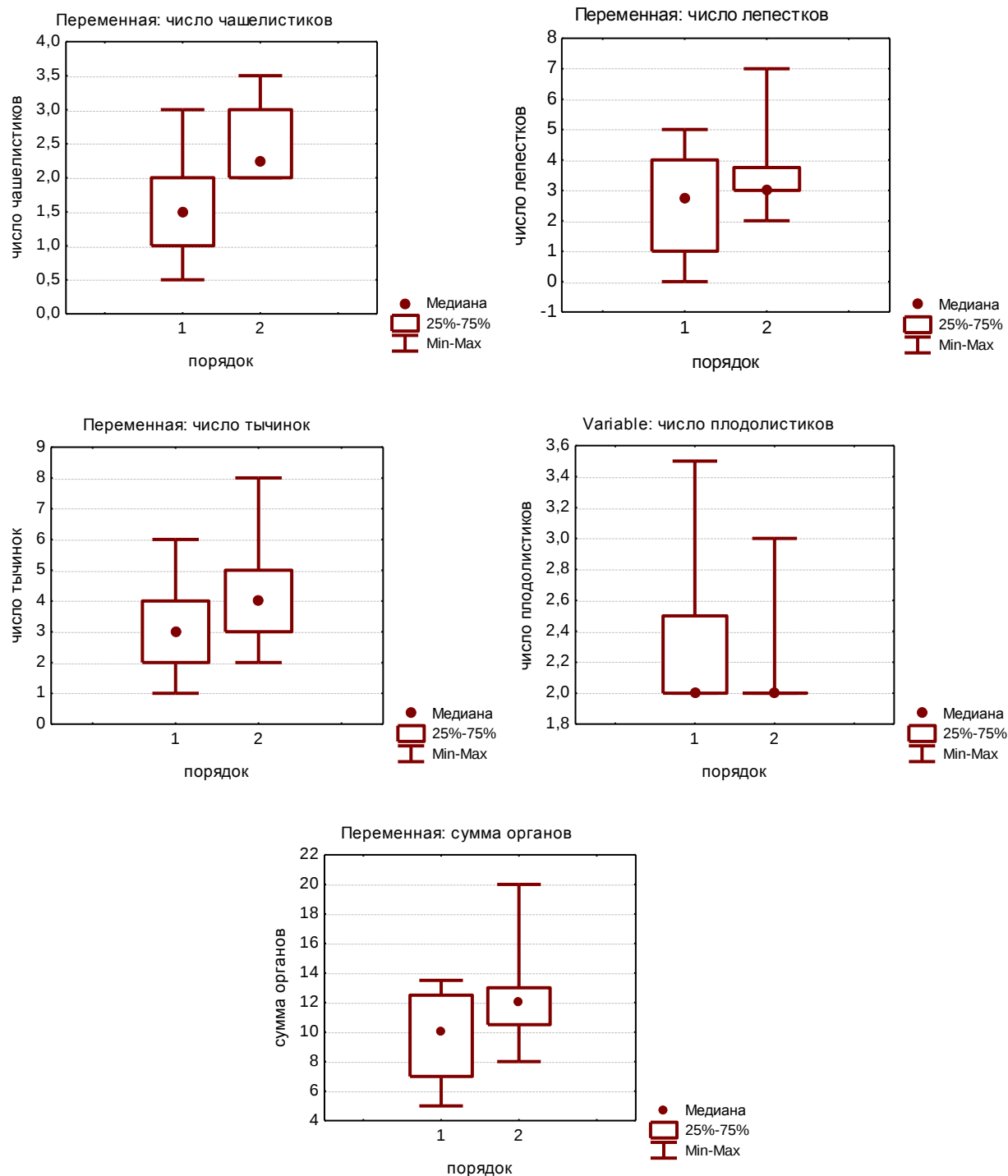


Рисунок 94. Сравнение осей разных порядков по строению ТЦ у мутанта *tf11-14* на графиках «ящики с усами» (N=22).

Сравнение порядков по ТЦ выявило, что число чашелистиков на оси типа 1 достоверно меньше ($p=0,011$), чем на оси типа 2р. Условные обозначения по оси X: 1 – 1 порядок соцветия, 2 – 2 порядок соцветия.

При сравнении осей типа 1, 2р и 3р (N=51) по числу различных боковых органов было найдено, что число боковых цветков и боковых цветков без брактей на оси типа 2р достоверно меньше ($p < 0,006$), чем на оси типа 3р (рис. 95, табл. 18). Никаких статистически достоверных корреляций между порядком и числом различных боковых органов найдено не было.

У мутанта *tfl1-13* при сравнении цветков по объединенной по всем порядкам выборке (N=97) было найдено, что число чашелистиков в ТЦ достоверно меньше ($p \leq 0,00005$), чем в ЛЦ2/3, а число лепестков, тычинок и сумме органов в ТЦ достоверно меньше ($p \leq 0,004$), чем в других боковых цветках (рис. 96, табл. 19). Число чашелистиков в ЛЦ1 достоверно меньше ($p = 0,014$), чем ЛЦ3 (рис. 96, табл. 19). Из графиков (рис. 96) видно, что 50% цветков ЛЦ3 практически по всем параметрам (кроме числа тычинок) совпадает с диким типом. Можно заметить постепенное уменьшение разброса выборок от ТЦ к ЛЦ3. Также видно, что ЛЦ1 занимает по числу чашелистиков, лепестков и сумме органов промежуточное положение между ТЦ и ЛЦ2/3. При сравнении порядков (N=27) по строению ТЦ были найдено, что число чашелистиков на оси типа 3р достоверно больше ($p < 0,005$), чем на осях типа 1 и 2р; сумма органов на оси типа 3р достоверно больше ($p = 0,004$), чем на оси типа 1 (рис. 97, табл. 19). На графиках (рис. 97) видно, что число чашелистиков больше на оси типа 3р, а сумма органов увеличивается с возрастанием порядка. Увеличение числа плодолистиков на оси типа 1 выражено ярче, чем на других. При сравнении осей типа 1, 2р и 3р по числу различных боковых органов (N=41) было выявлено, что число стеблевых листьев на оси 2р достоверно больше ($p < 0,03$), чем на осях типа 1 и 3р (рис. 98, табл. 19). Других статистически значимых отличий найдено не было, однако на графике (рис. 98) можно отметить уменьшение числа боковых цветков без брактей с увеличением порядка оси, что подтвердил отрицательный ранговый коэффициент корреляции Spearman, равный -0,32 ($p = 0,0399$).

У мутанта *tfl1-12* при сравнении цветков (N=35) было выявлено, что число чашелистиков в ТЦ достоверно меньше ($p < 0,005$), чем в ЛЦ2/3 (рис. 99, табл. 19). Других отличий найдено не было. На графиках (рис. 99) видно, что 50% выборки ТЦ по числу чашелистиков, лепестков и сумме органов лежит ниже соответствующих значений боковых цветков, однако из-за большого разброса возможных минимума и максимума достоверных отличий в лепестках и сумме органов не найдено. Также отметим тенденцию к увеличению числа плодолистиков в ТЦ, и уменьшению числа плодолистиков в ЛЦ1.

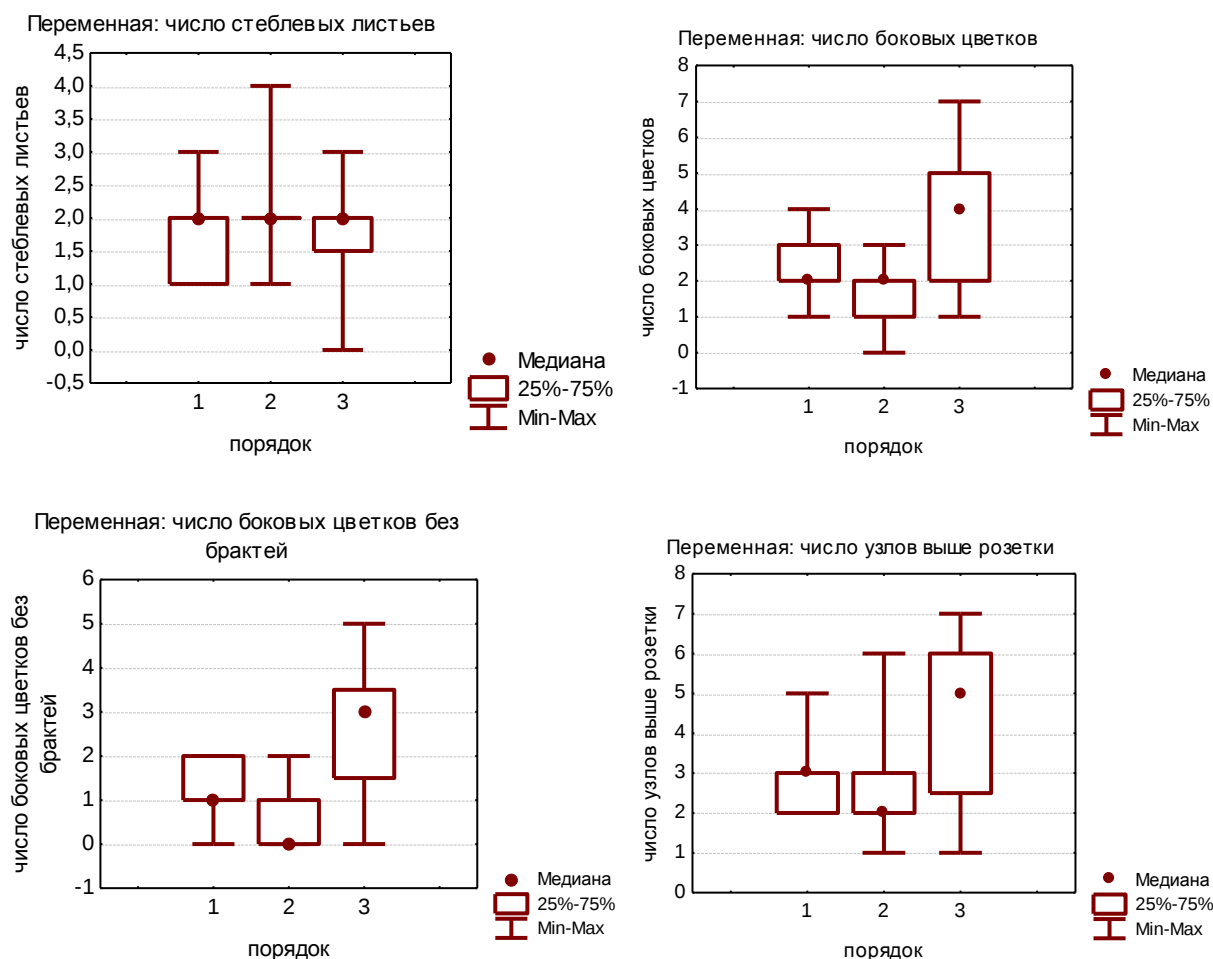


Рисунок 95. Сравнение осей разных порядков по числу различных боковых органов у мутанта *tfl1-14* на графиках «усатые ящики» (N=51).

Число боковых цветков и боковых цветков без брактей на оси типа 2р достоверно меньше ($p < 0,006$), чем на оси типа 3р. Условные обозначения по оси X: 1 – 1 порядок, 2 – 2 порядок, 3 – 3 порядок.

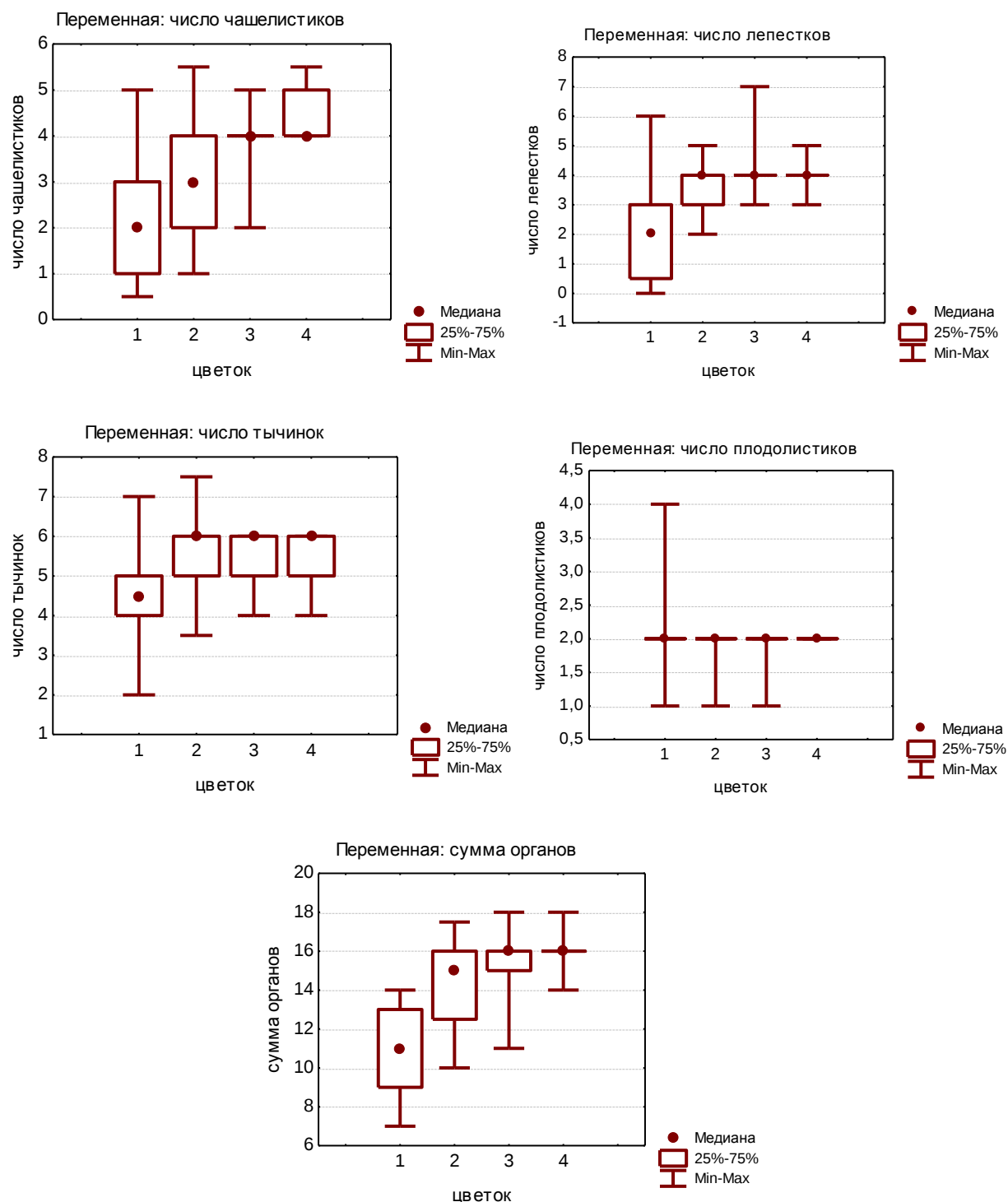


Рисунок 96. Сравнение цветков у мутанта *tfl1-13* на графиках «ящики с усами» (N=97).

Число чашелистиков в ТЦ достоверно меньше ($p \leq 0,00005$), чем в ЛЦ2/3, а число лепестков, тычинок и сумме органов в ТЦ достоверно меньше ($p \leq 0,004$), чем в других боковых цветках. Число чашелистиков в ЛЦ1 достоверно меньше ($p = 0,014$), чем ЛЦ3. Видно, что 50% цветков ЛЦ3 практически по всем параметрам (кроме числа тычинок) совпадает с диким типом. Можно заметить постепенное уменьшение разброса выборок от ТЦ к ЛЦ3. Также видно, что ЛЦ1 занимает по числу чашелистиков, лепестков и сумме органов промежуточное положение между ТЦ и ЛЦ2/3. Условные обозначения по оси X: 1 – ТЦ, 2 – ЛЦ1, 3 – ЛЦ2, 4 – ЛЦ3.

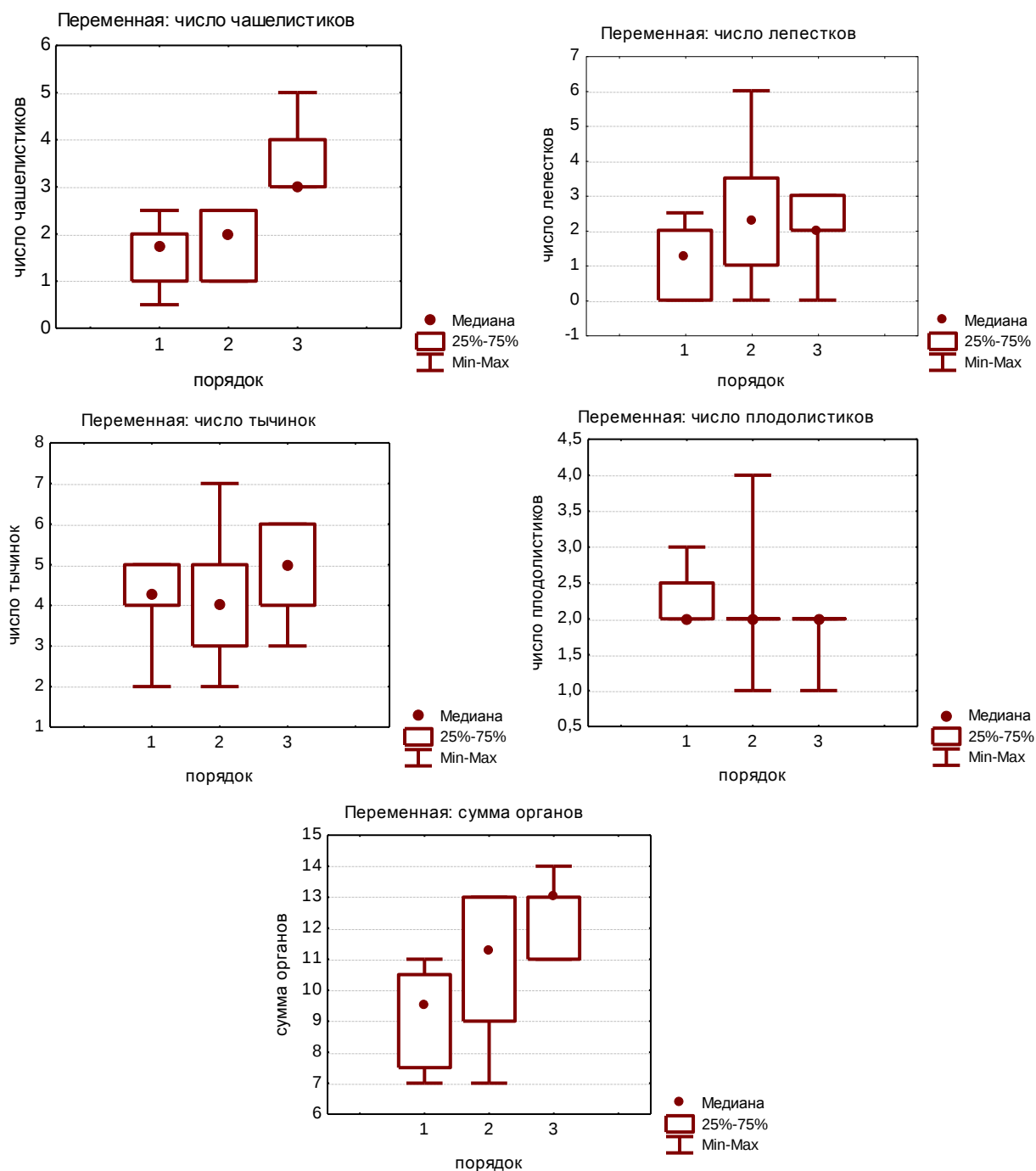


Рисунок 97. Сравнение осей разных порядков по строению ТЦ у мутанта *tfl1-13* на графиках «ящики с усами» (N=27).

Число чашелистиков на оси типа 3р достоверно больше ($p < 0,005$), чем на осях типа 1 и 2р; сумма органов на оси типа 3р достоверно больше ($p = 0,004$), чем на оси типа 1. Видно, что число чашелистиков больше на оси типа 3р, а сумма органов увеличивается с возрастанием порядка. Увеличение числа плодolistиков на оси типа 1 выражено ярче, чем на других. Условные обозначения по оси X: 1 – 1 порядок соцветия, 2 – 2 порядок соцветия, 3 – 3 порядок соцветия.

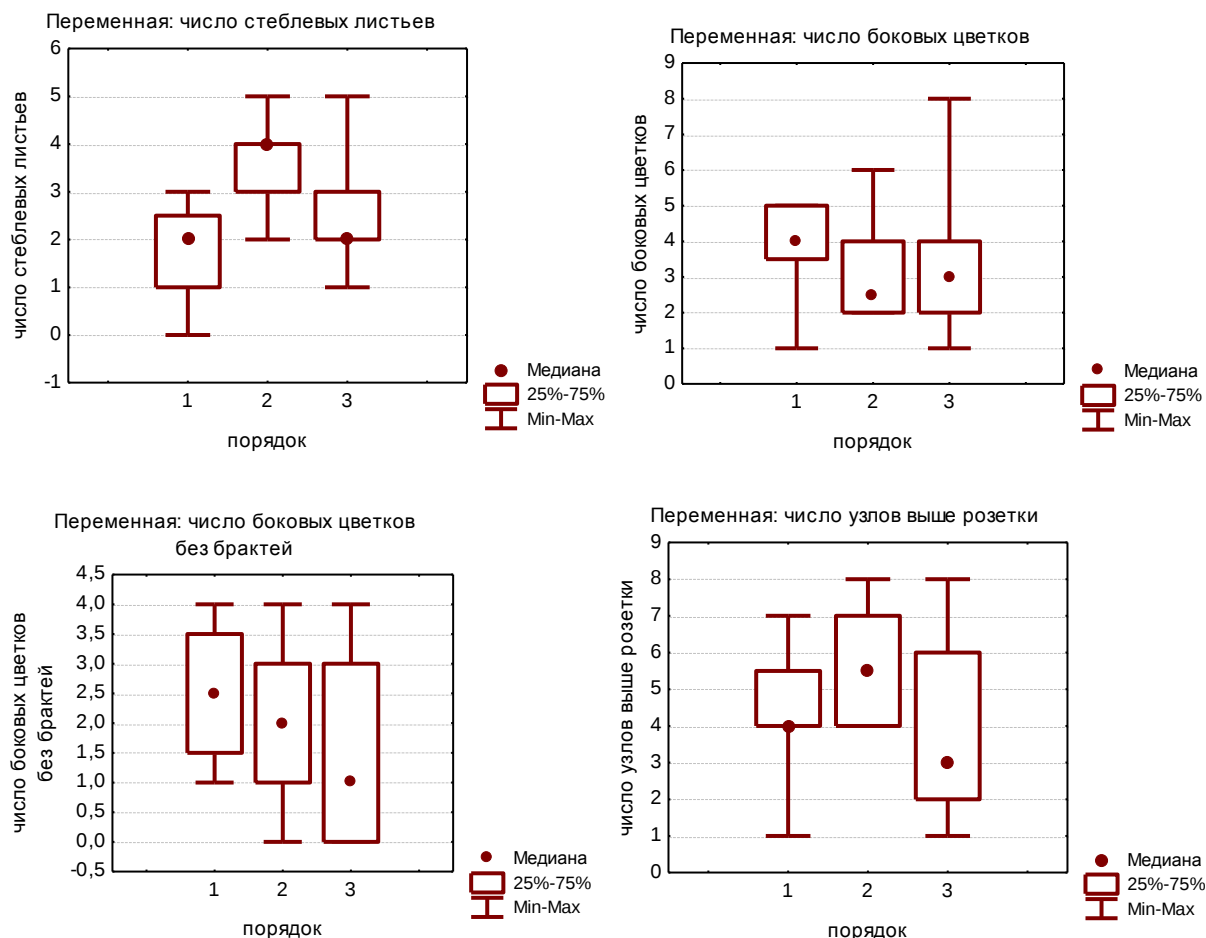


Рисунок 98. Сравнение осей разных порядков по числу различных боковых органов у мутанта *tfl1-13* на графиках «ящики с усами» (N=41).

Число стеблевых листьев на оси 2р достоверно больше ($p < 0,03$), чем на осях типа 1 и 3р. Других статистически значимых отличий найдено не было, однако на графике можно отметить уменьшение числа боковых цветков без брактей с увеличением порядка оси, что подтвердил отрицательный ранговый коэффициент корреляции Spearman, равный $-0,32$ ($p = 0,0399$). Условные обозначения по оси X: 1 – 1 порядок, 2 – 2 порядок, 3 – 3 порядок.

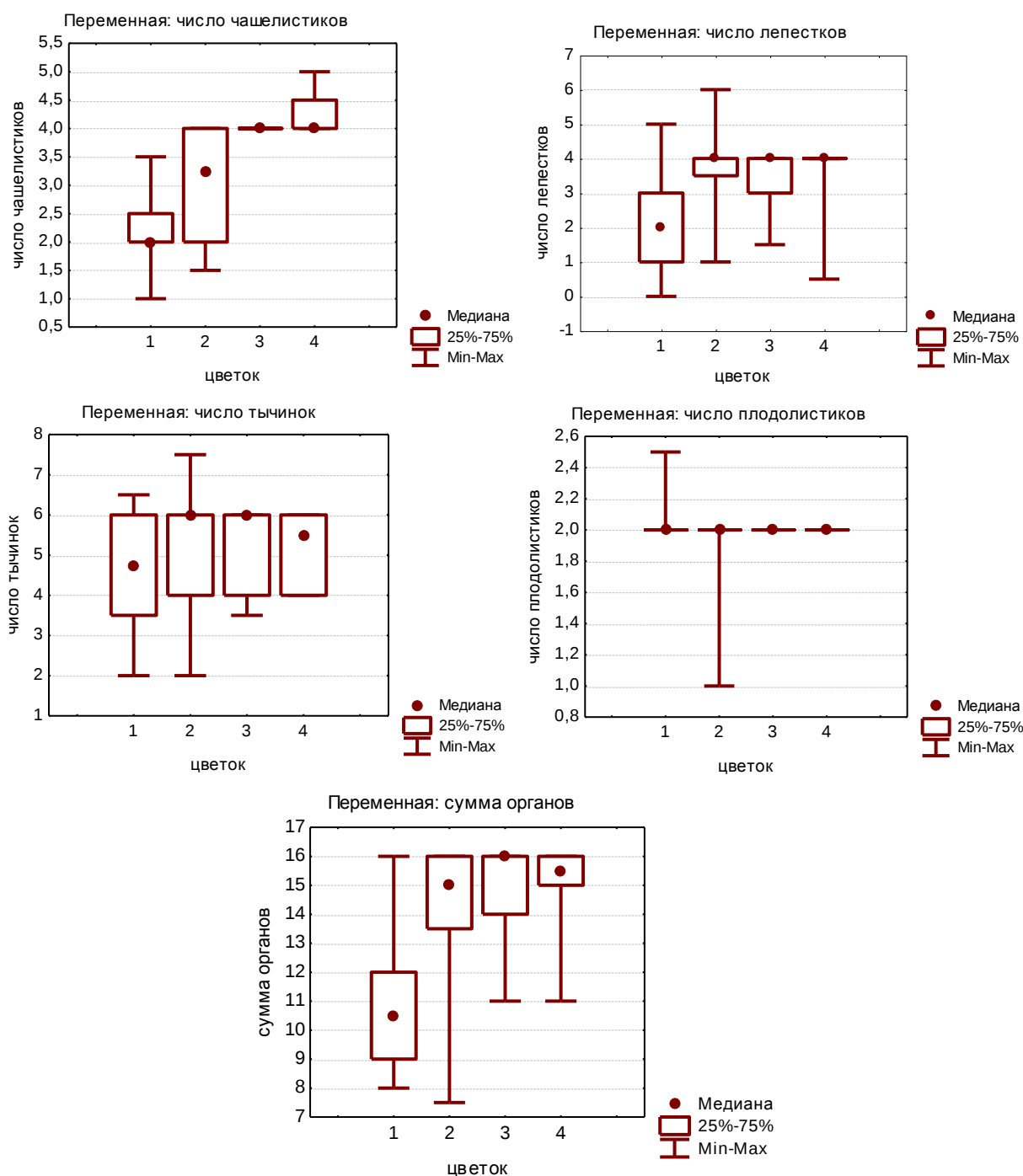


Рисунок 99. Сравнение цветков у мутанта *tfl1-12* на графиках «ящики с усами» (N=35).

Число чашелистиков в ТЦ достоверно меньше ($p < 0,005$), чем в ЛЦ2/3. Других отличий найдено не было. Видно, что 50% выборки ТЦ по числу чашелистиков, лепестков и сумме органов лежит ниже соответствующих значений боковых цветков, однако из-за большого разброса возможных минимума и максимума достоверных отличий в лепестках и сумме органов не найдено. Также отметим тенденцию к увеличению числа плодolistиков в ТЦ, и уменьшению числа плодolistиков в ЛЦ1. Условные обозначения по оси X: 1 – ТЦ, 2 – ЛЦ1, 3 – ЛЦ2, 4 – ЛЦ3.

У мутанта *tfl1-11* при сравнении цветков (N=53) было найдено, что число чашелистиков, лепестков и сумма органов в ТЦ достоверно меньше ($p < 0,024$), чем в других боковых цветках, между ТЦ и ЛЦ2/3 число тычинок в ТЦ достоверно меньше ($p < 0,00083$), чем в ЛЦ2/3 (рис. 100, табл. 20). На графиках (рис. 100) видно, что число чашелистиков, лепестков и сумма органов ТЦ меньше, чем в боковых цветках, однако 50% выборки ТЦ имеет большее число плодолистиков, чем 2. Отметим, что и в данном случае у цветка ЛЦ3 есть тенденция к увеличению числа чашелистиков и лепестков. При сравнении порядков по строению ТЦ (N=16) было найдено, что число чашелистиков, лепестков на оси типа 1 достоверно больше ($p < 0,023$), чем на оси типа 2р, а число тычинок и плодолистиков на оси типа 1 достоверно меньше ($p < 0,04$), чем на оси типа 2р (рис. 101, табл. 20). При сравнении осей типа 1, 2р и 3р по числу различных боковых органов (N=30) было выявлено, что число стеблевых листьев на оси 2р достоверно больше ($p \leq 0,041$), чем на осях типа 1 и 3р (рис. 102, табл. 20). Других отличий выявлено не было, однако на графиках (рис. 102) можно заметить явное возрастание числа боковых цветков, боковых цветков без бракт и числа узлов от розетки с возрастанием порядка оси. Наше предположение подтвердилось найденной положительной ранговой корреляцией Spearman между каждым из этих параметров и порядком оси, равной во всех случаях 0,434 ($p < 0,0165$).

У мутанта *tfl1-2* при сравнении цветков (N=72) было выявлено, что число, лепестков, тычинок и сумма органов в ТЦ достоверно меньше ($p < 0,007$), чем в других боковых цветках (рис. 103, табл. 20). На графиках (рис. 103) видно, что часть выборки ЛЦ3 имеет 5 чашелистиков и лепестков. ЛЦ1 по числу тычинок, лепестков и сумме органов занимает промежуточное положение между ТЦ и ЛЦ2/3. В ЛЦ1 часть выборки имеет только один плодолистик, а в ТЦ есть тенденция к увеличению числа плодолистиков.

Сравнения по объединенной выборке изученных мутантов по гену *TFL1*. Так как выборки каждого конкретного мутанта не очень большие, то мы можем увидеть различия между ТЦ, ЛЦ1 и ЛЦ2/3 только в графическом виде, статистика же не подтверждает значимость наших наблюдений. Однако нам кажется, что различия между мутантами по гену *TFL1* не настолько велики, и в данном случае ими можно пренебречь для увеличения общей выборки по цветкам. Мы провели анализ по сравнению цветков (N=215) на оси типа 1, объединив вместе все изученные мутанты по гену *TFL1*. Мы сравнивали именно 1 порядок, так как он был изучен у всех мутантов, в отличие от осей типа 2р и 3р.

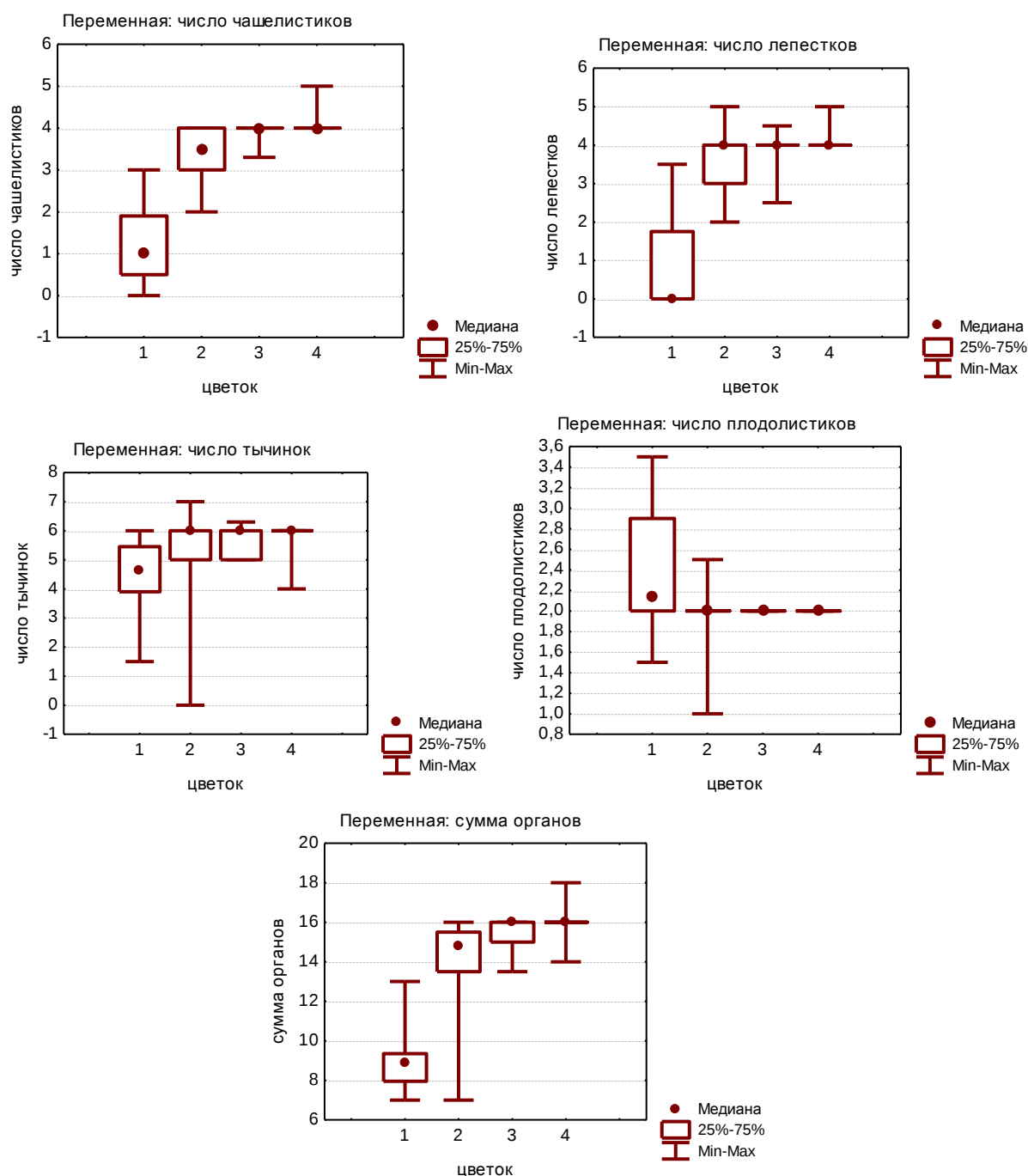


Рисунок 100. Сравнение цветков у мутанта *tfl1-11* на графиках «ящики с усами» (N=53).

Число чашелистиков, лепестков и сумма органов в ТЦ достоверно меньше ($p < 0,024$), чем в других боковых цветках, между ТЦ и ЛЦ2/3 число тычинок в ТЦ достоверно меньше ($p < 0,00083$), чем в ЛЦ2/3. Видно, что число чашелистиков, лепестков и сумма органов ТЦ меньше, чем в боковых цветках, однако 50% выборки ТЦ имеет большее число плодолистиков, чем 2. Отметим, что и в данном случае у цветка ЛЦ3 есть тенденция к увеличению числа чашелистиков и лепестков. Условные обозначения по оси X: 1 – ТЦ, 2 – ЛЦ1, 3 – ЛЦ2, 4 – ЛЦ3.

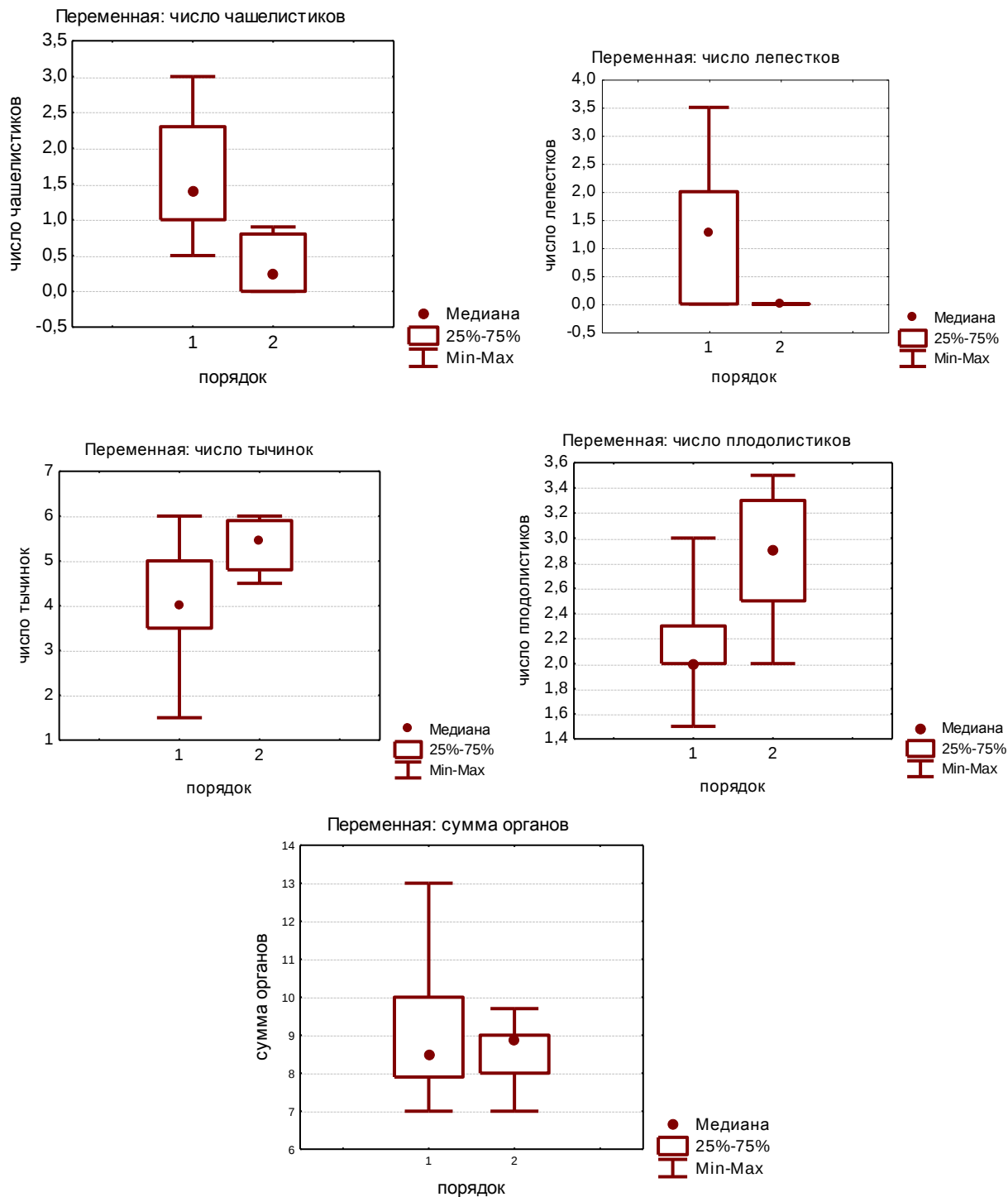


Рисунок 101. Сравнение осей разных порядков по строению ТЦ у мутанта *tfl1-11* на графиках «ящики с усами» (N=16).

Число чашелистиков, лепестков на оси типа 1 достоверно больше ($p < 0,023$), чем на оси типа 2p, а число тычинок и плодolistиков на оси типа 1 достоверно меньше ($p < 0,04$), чем на оси типа 2p. Условные обозначения по оси X: 1 – 1 порядок, 2 – 2 порядок.

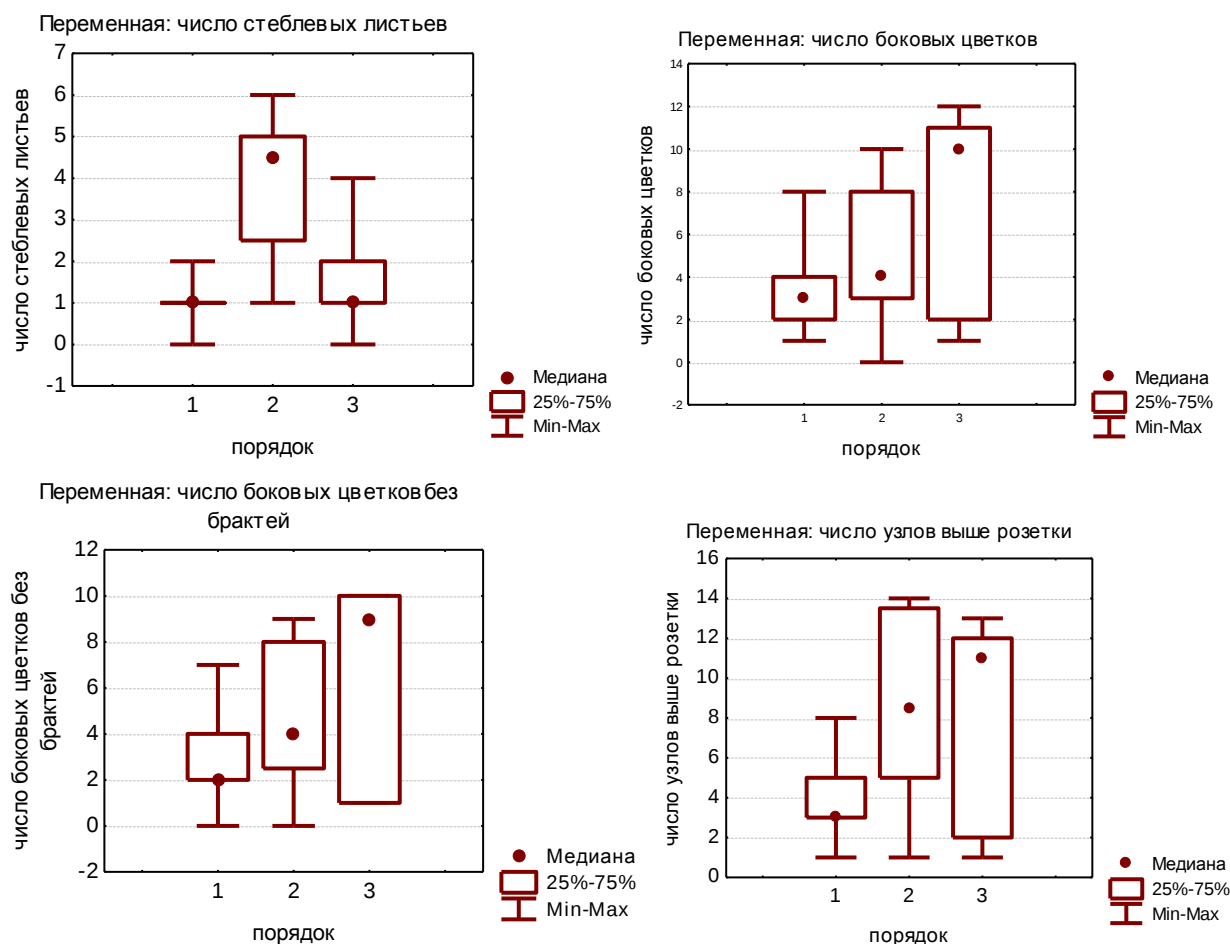


Рисунок 102. Сравнение осей разных порядков по числу различных боковых органов у мутанта *tfl1-11* на графиках «ящики с усами» (N=30).

Число стеблевых листьев на оси 2р достоверно больше ($p \leq 0,041$), чем на осях типа 1 и 3р. Других отличий выявлено не было, однако можно заметить явное возрастание числа боковых цветков, боковых цветков без бракт и числа узлов от розетки с возрастанием порядка оси. Это предположение подтвердилось найденной положительной ранговой корреляцией Spearman между каждым из этих параметров и порядком оси, равной во всех случаях 0,434 ($p < 0,0165$). Условные обозначения по оси X: 1 – 1 порядок, 2 – 2 порядок, 3 – 3 порядок.

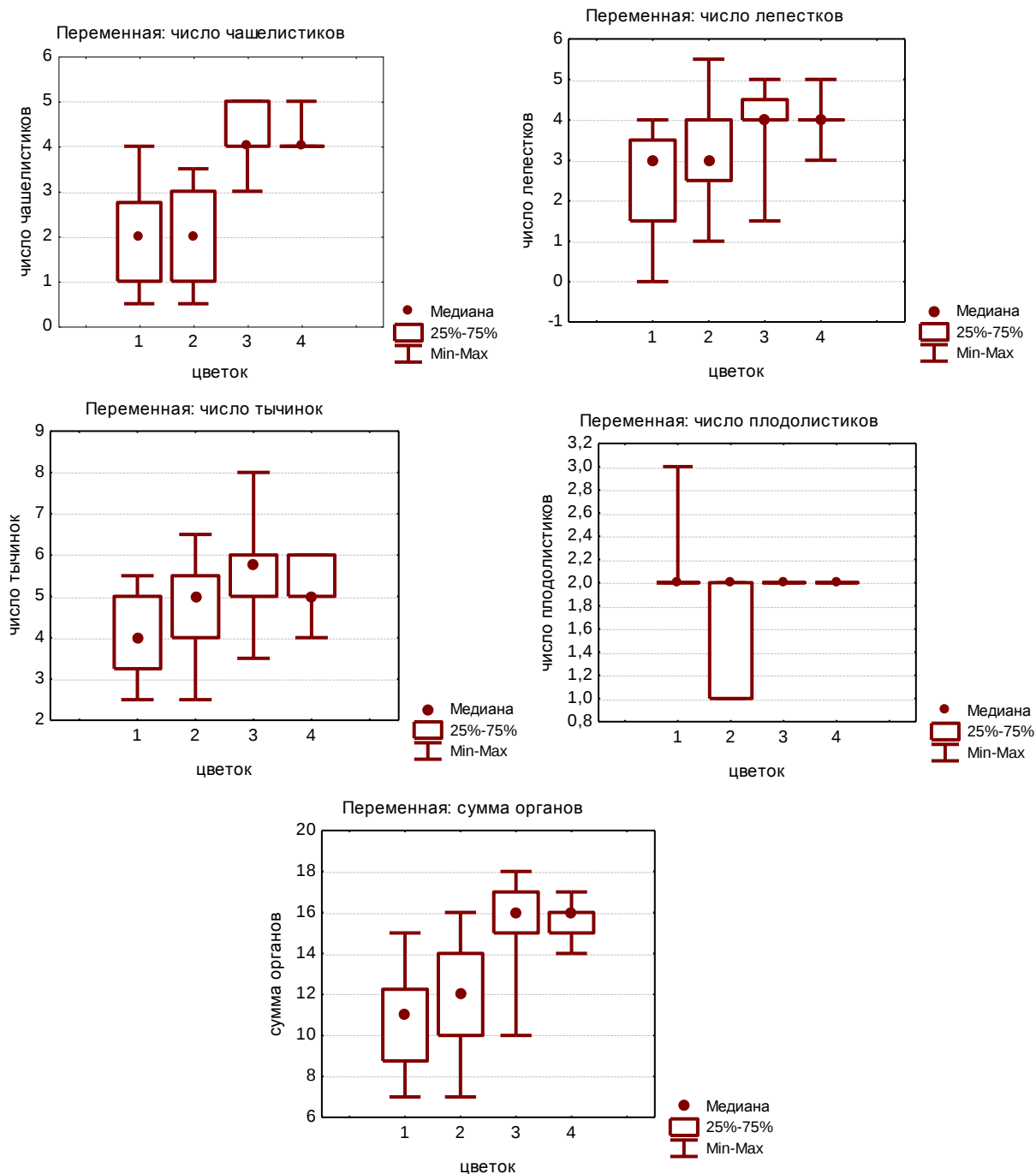


Рисунок 103. Сравнение цветков у мутанта *tfl1-2* на графиках «ящики с усами» (N=72).

Число, лепестков, тычинок и сумма органов в ТЦ достоверно меньше ($p < 0,007$), чем в других боковых цветках. Видно, что часть выборки ЛЦ3 имеет 5 чашелистиков и лепестков. ЛЦ1 по числу тычинок, лепестков и сумме органов занимает промежуточное положение между ТЦ и ЛЦ2/3. В ЛЦ1 часть выборки имеет только один плодолистик, а в ТЦ есть тенденция к увеличению числа плодолистиков. Условные обозначения по оси X: 1 – ТЦ, 2 – ЛЦ1, 3 – ЛЦ2, 4 – ЛЦ3.

Было найдено, что число чашелистиков, лепестков, тычинок и сумма органов ТЦ достоверно меньше ($p < 0,00084$), чем в других боковых цветках, однако число плодолистиков в ТЦ достоверно больше ($p = 0,004$), чем ЛЦ1 (рис. 104, табл. 21). Число чашелистиков и сумма органов в ЛЦ1 достоверно больше ($p < 0,00084$), чем в ТЦ, но достоверно меньше ($p < 0,0037$), чем в ЛЦ2/3 (рис. 104, табл. 21). Отметим, что на графике (рис. 104) по объединенной выборке ЛЦ3 имеет либо 4 чашелистика, как в диком типе, либо больше. Сравнение по всем порядкам всех мутантов *tf11* ($N = 325$) позволяет добавить к вышеперечисленным отличиям, что число лепестков в ЛЦ1 достоверно меньше ($p < 0,037$), чем в ЛЦ2/3 (табл. 21).

При сравнении цветков ($N = 254$) по частотам встречаемости в них «гибридных» органов и других отклонений (рис. 105, табл. 22) было найдено, что частота встречаемости органа промежуточного между лепестком и тычинкой в ТЦ достоверно выше ($p = 0,011384$), чем ЛЦ2 и частота встречаемости числа чашелистиков в цветке больше 4 достоверно выше ($p < 0,047$) в ЛЦ2 (в нем чаще бывает 5 и более чашелистиков), чем в ЛЦ1/ТЦ (рис. 105, табл. 22).

При сравнении между собой ($N = 5202$) частот встречаемости «гибридных» органов и различных отклонений в строении цветков было показано, что частота встречаемости промежуточный между лепестком и тычинкой достоверно больше ($p < 0,034$), чем частота встречаемости некоторых других аномальных органов (органами промежуточными между чашелистиком и плодолистиком, между тычинкой и плодолистиком, между чашелистиком, тычинкой и плодолистиком, между чашелистиком лепестком и тычинкой, трубочкой, раскрытыми плодолистиками, гинецеем с числом плодолистиков больше 2, сросшимися тычинками, табл. 22).

При сравнении порядков, объединив выборки по мутантам *tf11-14*, *tf11-13* и *tf11-11* ($N = 183$), было выявлено, что число чашелистиков в ТЦ на оси типа 3р достоверно больше ($p < 0,024$), чем на осях 1 и 2р. в ТЦ ($p = 0,016$) (рис. 106, табл. 23). При сравнении порядков по числу боковых органов ($N = 122$, рис. 107) было найдено, что число стеблевых листьев на оси типа 2р достоверно больше ($p < 0,014$), чем на осях типа 1 и 3р, а число боковых цветков на оси типа 2р достоверно меньше ($p = 0,041$), чем на оси типа 3р (рис. 107, табл. 23). Других отличий найдено не было.

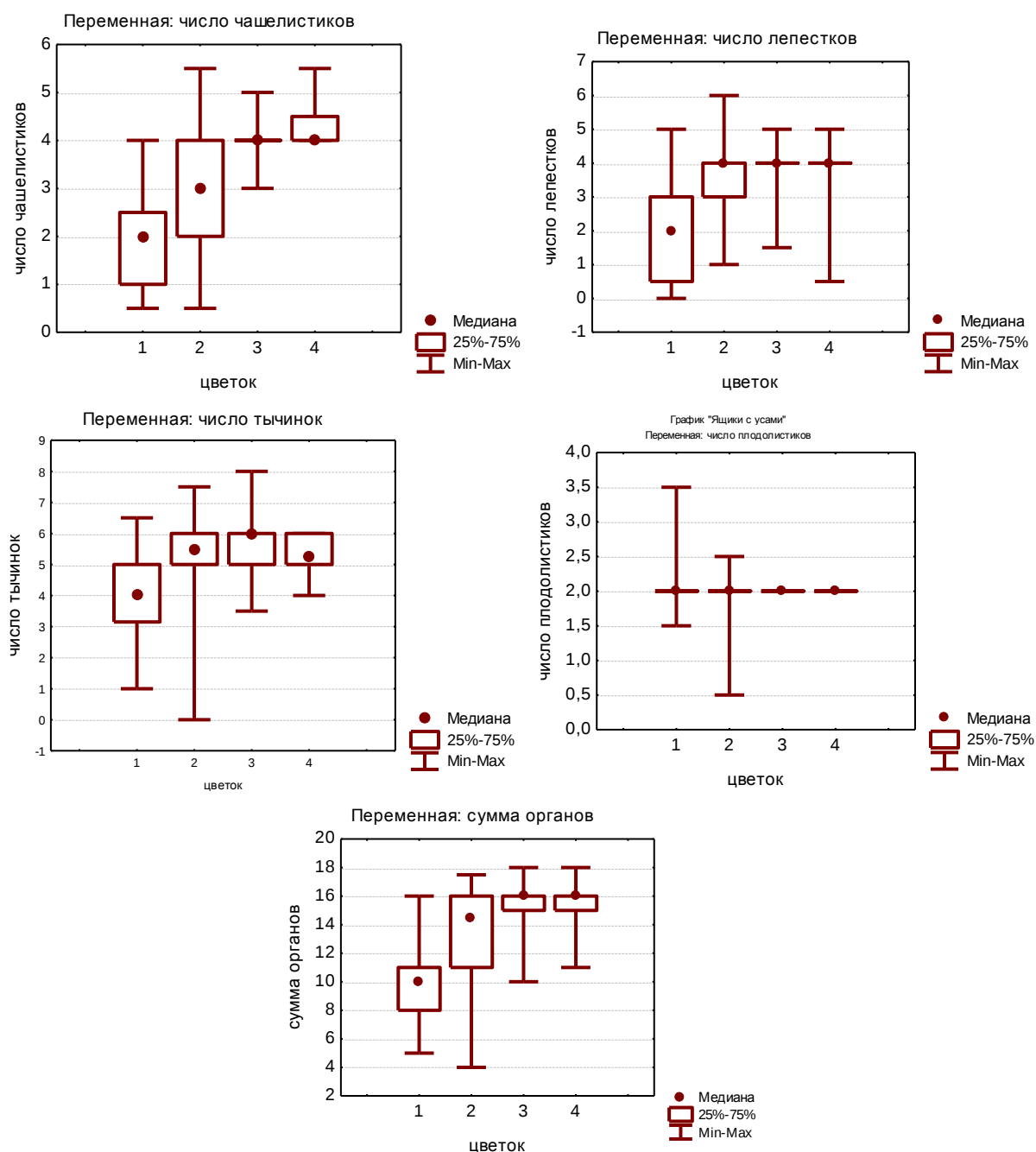


Рисунок 104. Сравнение цветков на оси типа 1 у всех мутантов по гену *TFL1* на графиках «ящики с усами» (N=215).

Число чашелистиков, лепестков, тычинок и сумма органов ТЦ достоверно меньше ($p < 0,00084$), чем в других боковых цветках, однако число плодолистиков в ТЦ достоверно больше ($p = 0,004$), чем ЛЦ1. Число чашелистиков и сумма органов в ЛЦ1 достоверно больше ($p < 0,00084$), чем в ТЦ, но достоверно меньше ($p < 0,0037$), чем в ЛЦ2/3. Видно ЛЦ3 имеет либо 4 чашелистика, как в диком типе, либо больше. Условные обозначения по оси X: 1 – ТЦ, 2 – ЛЦ1, 3 – ЛЦ2, 4 – ЛЦ3.

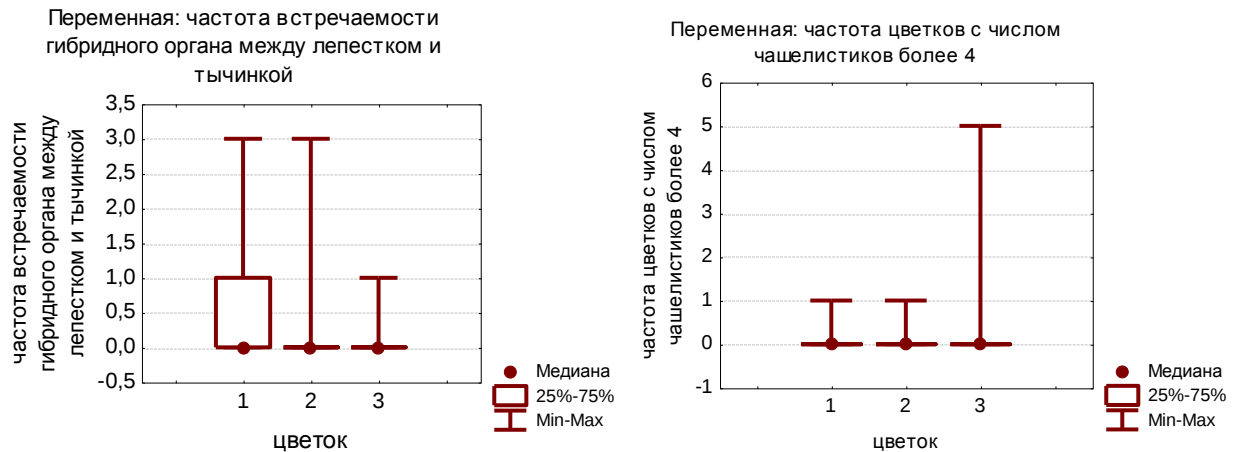


Рисунок 105. Сравнение цветков по частоте встречаемости разных отклонений от типичного строения на графиках «ящики с усами» (N=254).

Частота встречаемости органа промежуточного между лепестком и тычинкой в ТЦ достоверно выше ($p=0,011384$), чем ЛЦ2 и частота встречаемости числа чашелистиков в цветке больше 4 достоверно выше ($p<0,047$) в ЛЦ2 (в нем чаще бывает 5 и более чашелистиков), чем в ЛЦ1/ТЦ. Условные обозначения по оси X: 1 – ТЦ, 2 – ЛЦ1, 3 – ЛЦ2.



Рисунок 106. Число чашелистиков в ТЦ на осях разных порядков у мутантов по гену *TFL1* (выборки по мутантам *tfl1-14*, *tfl1-13* и *tfl1-11* объединены) на графиках «ящики с усами» (N=183).

Число чашелистиков в ТЦ на оси типа 3р достоверно больше ($p<0,024$), чем на осях 1 и 2р. в ТЦ ($p=0,016$). Условные обозначения по оси X: 1 – 1 порядок соцветия, 2 – 2 порядок соцветия, 3 – 3 порядок соцветия.

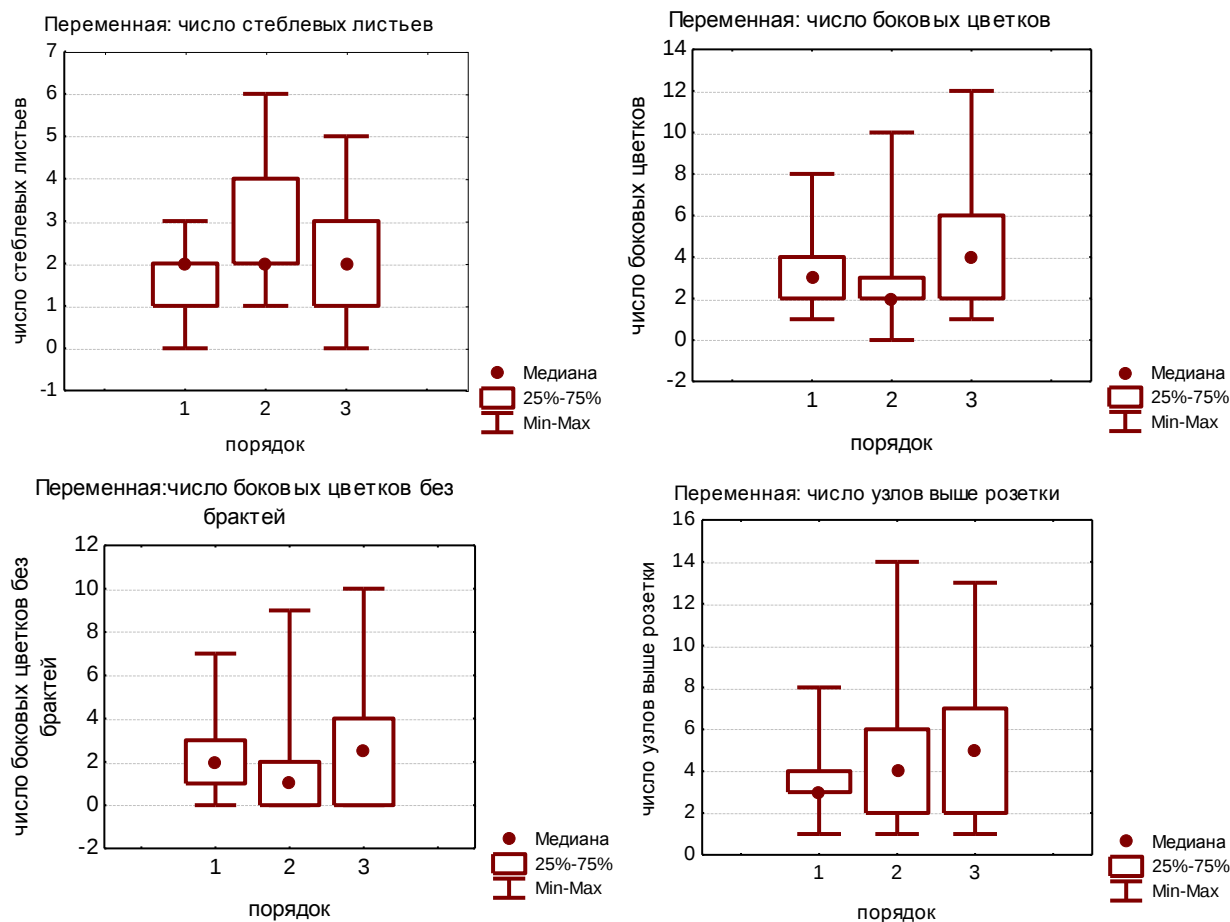


Рисунок 107. Сравнение порядков по числу боковых органов у мутантов по гену *TFL1* (мутанты *tfl1-14*, *tfl1-13* и *tfl1-11* объединены) на графиках «ящики с усами» (N=122).

Число стеблевых листьев на оси типа 2р достоверно больше ($p < 0,014$), чем на осях типа 1 и 3р, а число боковых цветков на оси типа 2р достоверно меньше ($p = 0,041$), чем на оси типа 3р. Других отличий найдено не было. Условные обозначения по оси X: 1 – 1 порядок соцветия, 2 – 2 порядок соцветия, 3 – 3 порядок соцветия.

Сравнение осей разных порядков в диком типе. При сравнении разных порядков дикого типа (N=151) число разных боковых органов было найдено, что число стеблевых листьев достоверно больше ($p < 0,017$) на осях 2 порядка, чем на осях 1 и 3 порядков, число узлов выше розетки и сумма цветков и плодов на 3 порядке достоверно меньше ($p < 0,0000$), чем на 1 и 2 порядке (рис. 108, табл. 23). На графиках (рис. 108) видно, что на 2 порядке число стеблевых листьев возрастает по отношению к на 1 и 3. Также можно заметить, что уменьшается число боковых органов и сумма цветков и плодов с увеличением порядка, что подтверждается отрицательным ранговым коэффициентом корреляции Spearman равным -0,806 и -0,803 соответственно ($p < 0,00001$). Это можно объяснить разницей во времени заложения и функционирования осей.

При сравнении осей разного типа, но одного порядка между собой было выявлено, что число стеблевых листьев на оси типа 2у достоверно меньше (N=39, $p = 0,00052$), чем на оси типа 2р (рис. 109, табл. 23); число стеблевых листьев на оси типа 3у достоверно меньше (N=102, $p = 0,0003$), чем на оси типа 3р (рис. 110, табл. 23), однако число узлов выше розетки и сумма цветков и плодов на оси типа 3у достоверно больше ($p \leq 0,0028$), чем на оси типа 3р (рис. 110, табл. 23).

Проведен корреляционный анализ данных, где скорость терминации оси была выражена числом узлов на оси соцветия, а редуцированность ТЦ - суммой его органов. Выявлена отрицательная ранговая корреляция, где коэффициент корреляции Spearman равен -0,343 ($p = 0,0008$).

Морфогенез цветков и соцветий *A. thaliana*. Развитие соцветия и цветка у дикого типа *Columbia* на оси типа 1. Наши данные по развитию цветка не отличаются от предыдущих исследований (Smith et al., 1990) и кратко приведены здесь лишь для целостности изложения и возможности сравнения с данными по мутантам (рис. 111, А). Цветки на оси соцветия закладываются в акропетальной последовательности. На флоральном примордии сначала становится заметен зачаток нижнего (абаксиального) чашелистика, затем формируется зачаток верхнего (адаксиального) чашелистика, а потом боковых (=третья стадия по Smith et al. (1990) здесь и далее, рис. 111, А). В процессе морфогенеза цветка разница в размерах между примордиями чашелистиков сохраняется. После формирования чашелистиков закладываются очень небольшие и малозаметные зачатки лепестков, которые потом еще долгое время остаются столь же маленькими. Формируются примордии трансверсальных коротких тычинок, затем медианных длинных (=пятая стадия). На стадии формирования примордиев тычинок чашелистики смыкаются и образуют закрытый бутон (=шестая стадия).

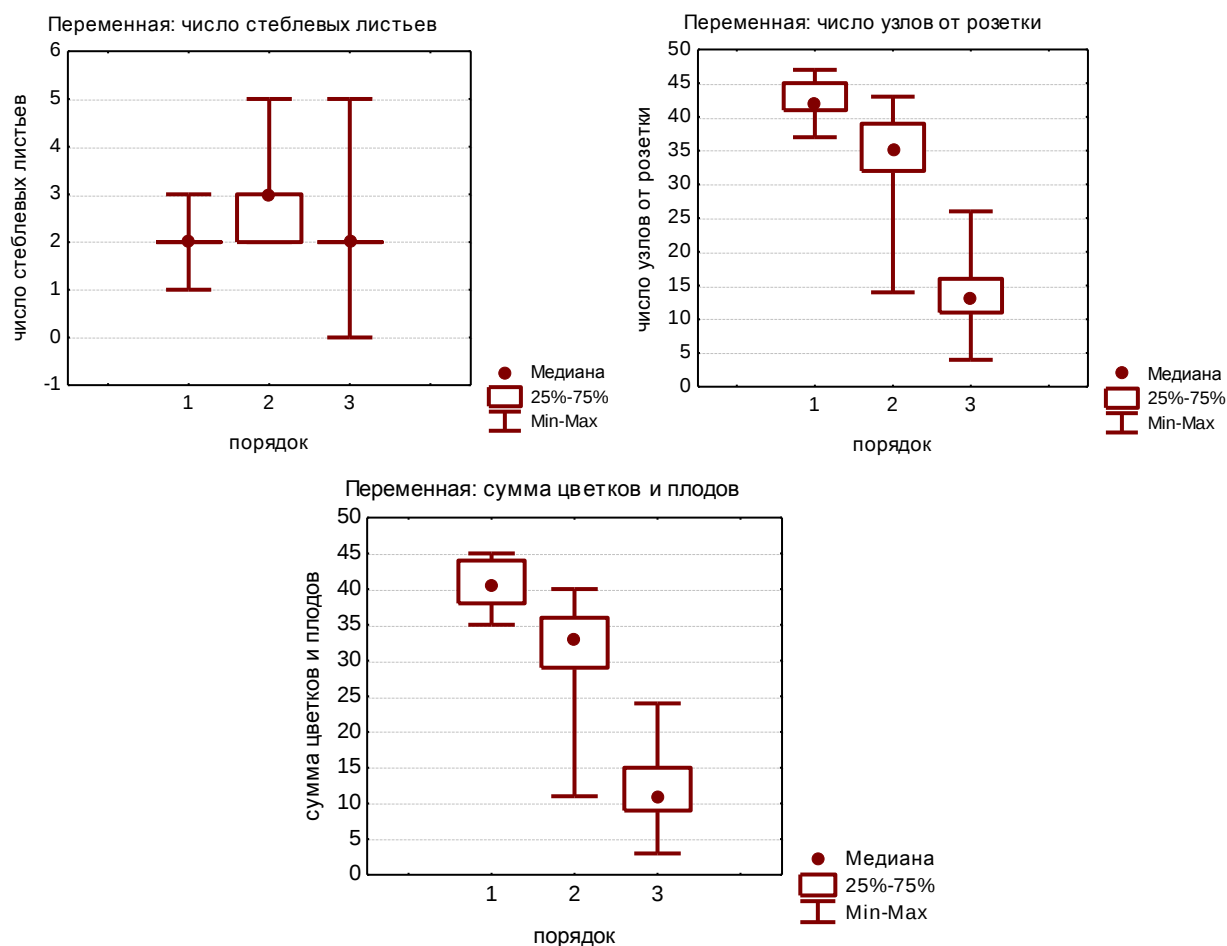


Рисунок 108. Сравнение разных порядков по числу разных боковых органов у дикого типа *A. thaliana* (экотип *Columbia*) на графиках «ящики с усами» (N=151).

Число разных боковых органов было найдено, что число стеблевых листьев достоверно больше ($p < 0,017$) на осях 2 порядка, чем на осях 1 и 3 порядков, число узлов выше розетки и сумма цветков и плодов на 3 порядке достоверно меньше ($p < 0,0000$), чем на 1 и 2 порядке. Видно, что на 2 порядке число стеблевых листьев возрастает по отношению к на 1 и 3. Также можно заметить, что уменьшается число боковых органов и сумма цветков и плодов с увеличением порядка, что подтверждается отрицательным ранговым коэффициентом корреляции Spearman равным $-0,806$ и $-0,803$ соответственно ($p < 0,00001$). Условные обозначения по оси X: 1 – 1 порядок, 2 – 2 порядок, 3 – 3 порядок.

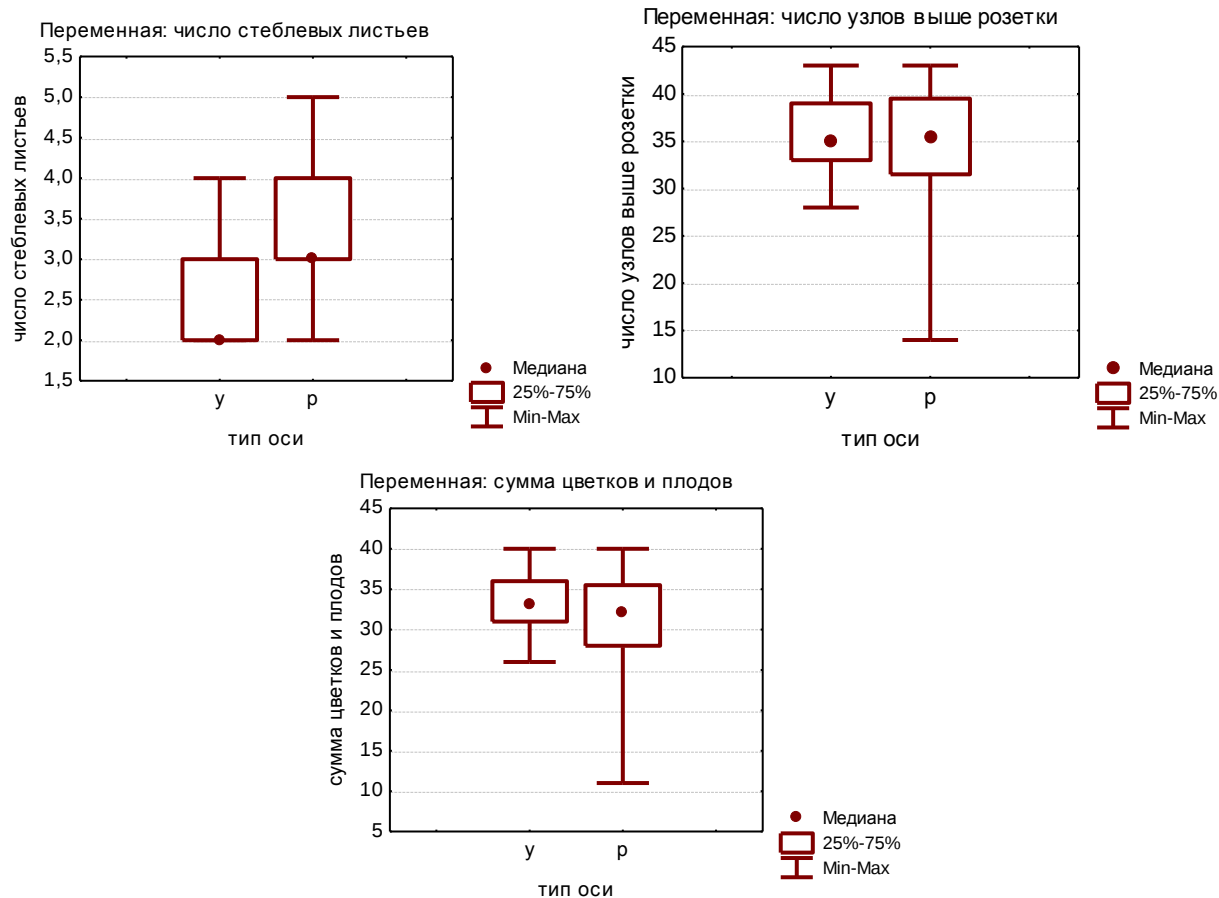


Рисунок 109. Сравнение разных типов осей 2 порядка по числу разных боковых органов у дикого типа *A. thaliana* (экотип *Columbia*) на графиках «ящики с усами» (N=39).

число стеблевых листьев на оси типа 2у достоверно меньше ($p=0,00052$), чем на оси типа 2р. Условные обозначения: по оси X у- оси типа 3у, р – оси типа 3р.

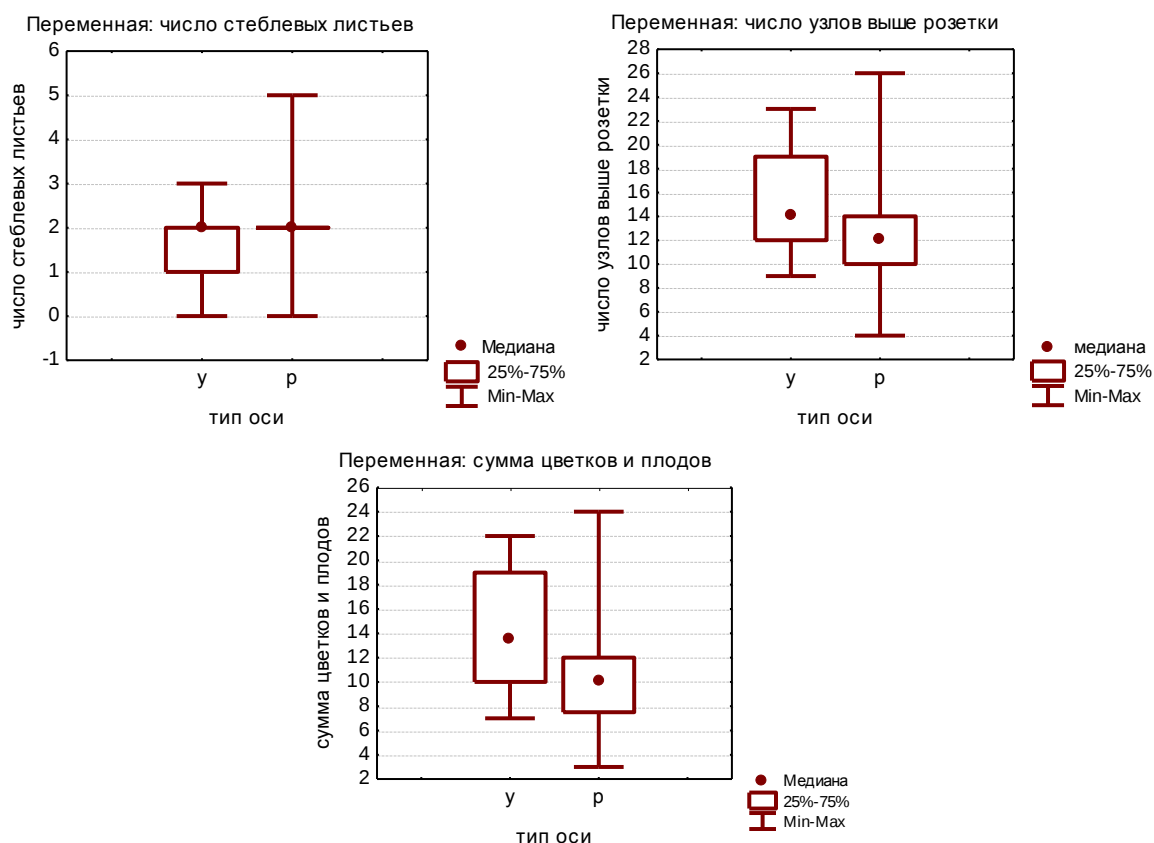


Рисунок 110. Сравнение разных типов осей 3 порядка по числу разных боковых органов у дикого типа *A. thaliana* (экотип *Columbia*) на графиках «ящики с усами» (N=102).

Число стеблевых листьев на оси типа 3у достоверно меньше ($p=0,0003$), чем на оси типа 3р, однако число узлов выше розетки и сумма цветков и плодов на оси типа 3у достоверно больше ($p \leq 0,0028$), чем на оси типа 3р. Условные обозначения: по оси X у- оси типа 3у, р – оси типа 3р.

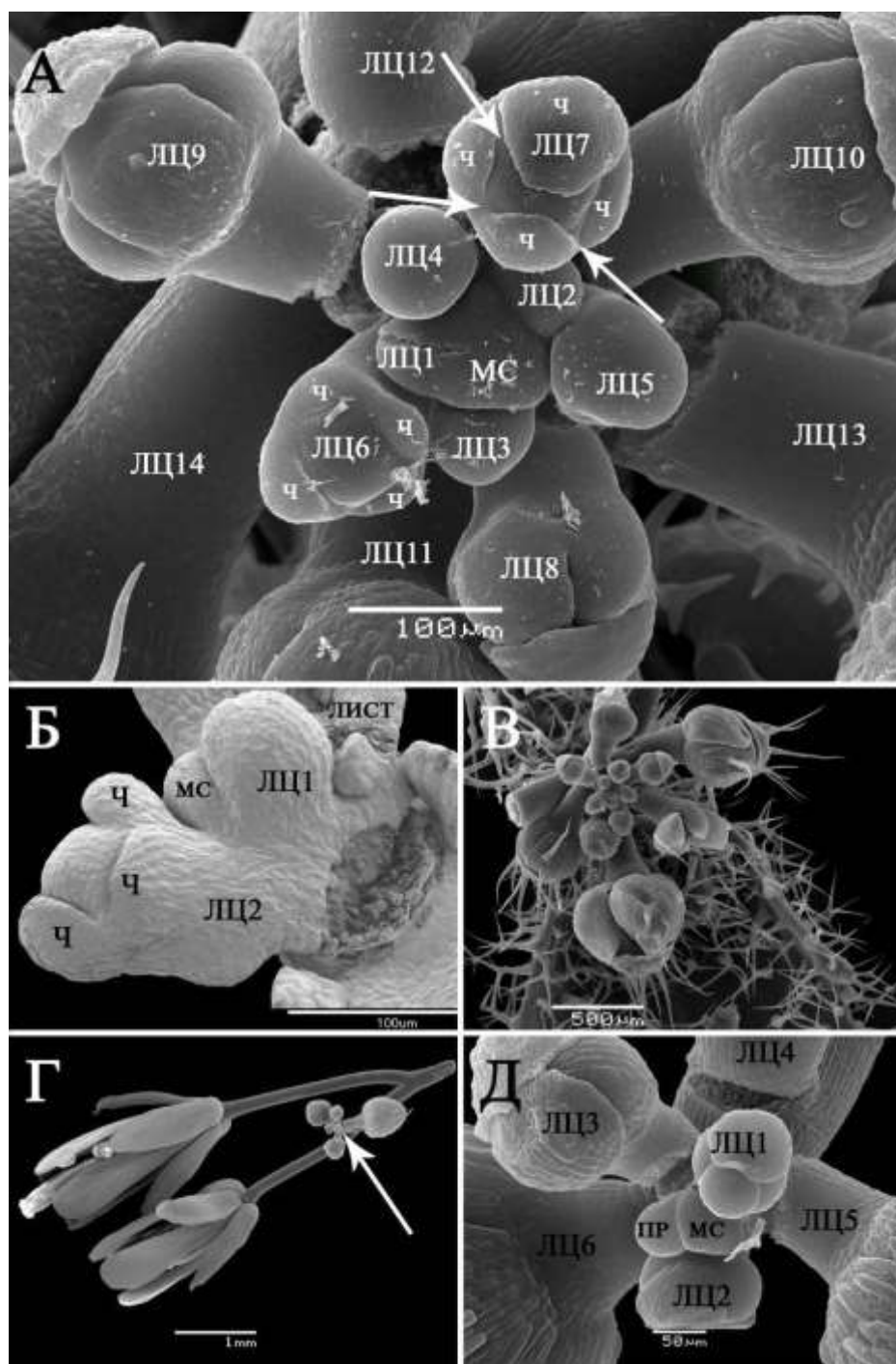


Рисунок 111. Развитие бокового цветка и соцветия у дикого типа *A. thaliana* (экотип *Columbia*).

А – верхушка соцветия дикого типа сверху, на ней видны разные стадии развития бокового цветка, стрелки указывают на зачатки лепестков. Б – соцветие с первыми двумя цветками. В – верхушка соцветия дикого типа сверху с 16 боковыми цветками и не удлинённой осью соцветия. Г – верхушка соцветия дикого типа после замирания меристемы соцветия. Виден разрыв между стадиями цветков (2 раскрытых цветка в итоге сформируют плоды, а маленькие бутоны остановились в своем развитии, указаны белой стрелкой). Д – замершая ось соцветия, видно, что никакого терминального цветка не формируется. Условные обозначения: ч – чашелистики, мс – меристема соцветия, ЛЦ – боковой цветок, пр – примордий бокового цветка.

Все дальнейшие стадии скрыты от глаз наблюдателя, и для их наблюдения необходимо раскрывать цветок, удаляя чашелистики. Края центральной части меристемы начинают расти, образуя зачаток трубки пестика. Сразу после этого (=седьмая стадия) начинается дифференциация примордиев тычинок на тычиночную нить и пыльник. Лепестки принимают полусферическую форму, однако еще мало увеличиваются в размере. Начинают дифференцироваться щели вскрывания у пыльников (=восьмая стадия). Удлинение лепестков, завершается образованием трубки пестика, формируется короткий столбик (примерно девятая стадия). Продолжается активный рост лепестков (=десятая стадия) и формирование рыльцевых папилл на рыльце (=одиннадцатая стадия). Лепестки продолжают расти, и в итоге становятся длиннее чашелистиков, открывая тем самым бутон цветка (=двенадцатая стадия).

Один из ранних этапов развития соцветия проиллюстрирован на рис. 111, Б, где на оси соцветия заложились пока только 2 цветка. На рис. 111, В представлена более поздняя стадия развития соцветия, где сформировано около 16 цветков, однако удлинение оси соцветия еще не произошло. Постепенно начинают удлиняться междоузлия между цветками и ось соцветия вытягивается. Нижние цветки отцветают и начинают формировать плоды. В конце своего жизненного цикла, как уже было описано выше, меристема оси соцветия замирает (рис. 111, Г-Д).

Развитие бокового цветка у мутантов *A. thaliana*. Этапы развития бокового цветка у мутантов *A. thaliana* по генам *TFL1* (например, рис. 112, А-В) и *TFL2* (рис. 112, Г, Д) сходны с таковыми в диком типе. Развитие боковых цветков у мутантов с брактеей и без нее одинаковое (например, рис. 113, В-З), более того, абаксиальный чашелистик, расположенный на радиусе брактеей, так же закладывается первым и преобладает в размере над другими чашелистиками, однако он, изогнувшись, не закрывает собой почти весь цветок на ранних этапах развития в отличие от дикого типа. Отметим, что в обоих мутантах чашелистики закрывают цветки на более поздних стадиях. Например, на рис. 112, Ж-З; рис. 120, Г нижний боковой цветок находится на шестой стадии развития (согласно уже отделившимся примордиям тычинок и началу формирования трубки пестика), однако чашелистики еще не сомкнулись плотно и не сформировали бутон.

Развитие соцветия и терминального цветка у мутантов *A. thaliana*. В терминальном цветке время заложения органов разных кругов имеет много общего с описанными выше для бокового цветка, но есть отличия в скорости развития органов и в самой структуре терминального цветка, которые определяют особенности его развития, которые мы опишем ниже.

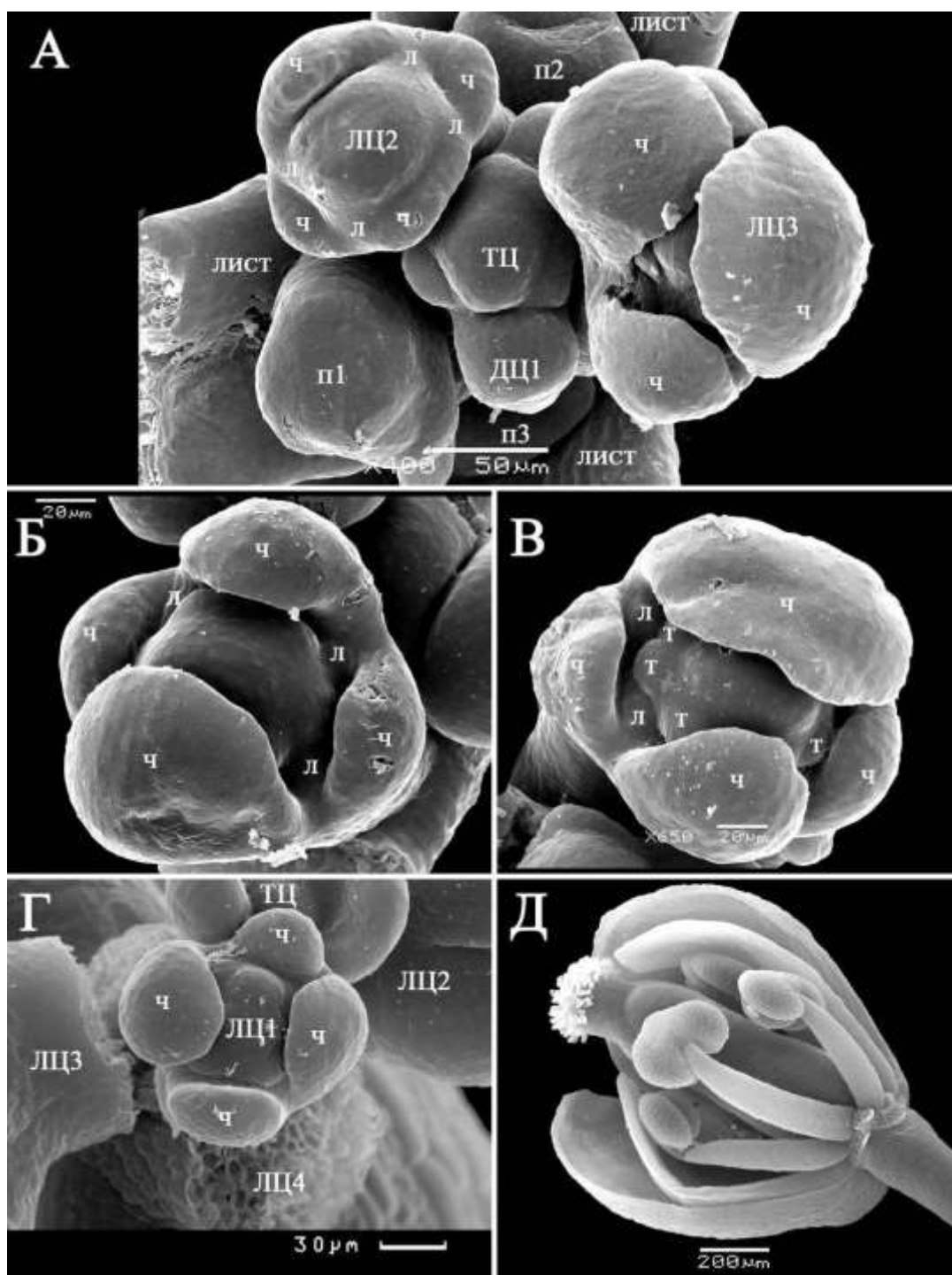


Рисунок 112. Развитие бокового цветка у мутанта *tfl1-2* и у мутанта *tfl2-1*.

А- В – мутант *tfl1-2*, Г-Д - мутант *tfl2-1*. А – видны разные стадии развития боковых цветков и порядок заложения чашелистиков. Б – видны очень маленькие примордии лепестков, примордии медианных тычинок и начало образования примордиев трансверсальных тычинок. В – видны примордии всех органов цветка, из центрального примордия будет образовываться трубка пестика. Г – стадия, на которой начинают отделяться трансверсальные тычинки (аналогичная стадии рис. 112, Б). Д – боковой цветок на стадии перед распусканием, идет удлинение лепестков, отвечает типичному строению. Условные обозначения: пр – паракладий, ч – чашелистик, л – лепесток, т – тычинка, ЛЦ – латеральный цветок, ТЦ – терминальный цветок.

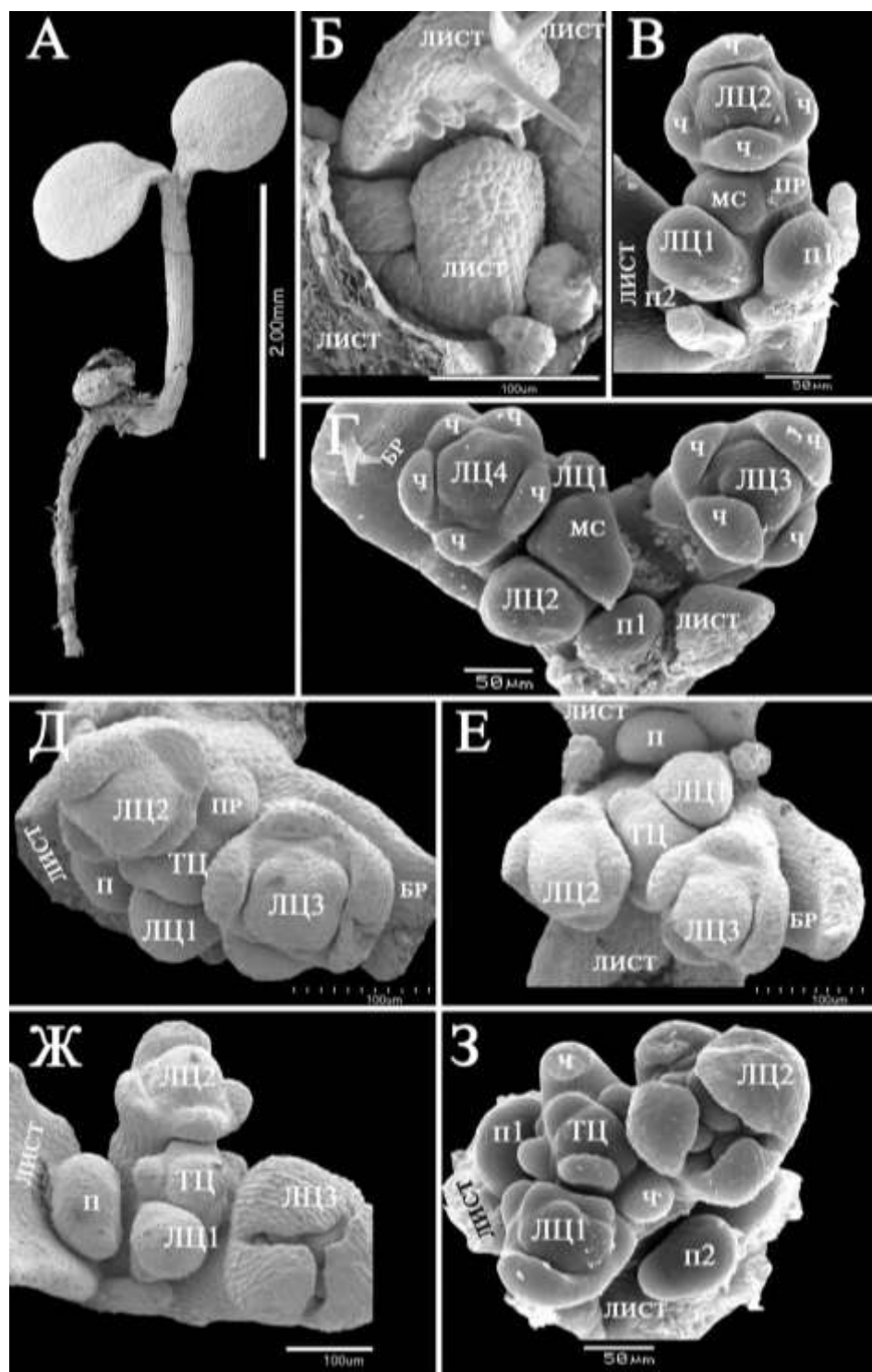


Рисунок 113. Развитие мутанта *tfl1-2* от проростка до начала формирования ТЦ соцветия.

А – проросток с семядолями. Б – листовые примордии закрывают меристему, примерно на этой стадии происходит переход от вегетативного состояния меристемы к репродуктивному. В – развивающееся соцветие с 3 боковыми цветками. Г – развивающееся соцветия с 4 боковыми цветками. Д – 3 – верхушки соцветий с ТЦ на разных стадиях формирования элементов наружного круга. Е – видны 4 элемента первого круга. Д – видны 3 элемента первого круга. Е – виден 1 элемент наружного круга. Условные обозначения: ТЦ – терминальный цветок, ЛЦ – боковой цветок, бр – брактя, ч – чашелистик, пр – примордий бокового цветка, п – паракладий.

Мутант tfl 1-2 (ось типа 1). На рис. 113, А представлен проросток мутанта *tfl1-2* с более-менее развитыми голыми семядолями, между которыми только начинается формирование розеточных листьев с разветвленными волосками на адаксиальной стороне. На рис. 113, Б видно формирование листьев (как и у растений дикого типа, до удлинения междоузлий отличить стеблевые листья от розеточных невозможно), которые плотно закрывают плоский апекс меристемы вегетативного побега. На рис. 113, В-Г представлен этап развития соцветия с 3-4 боковыми цветками: самый нижний на пятой стадии развития, верхний на второй, меристема соцветия еще не сформировала терминальный цветок. На рис. 113, Д-Ж соцветия с 3-4 боковых цветками на разных стадиях (вторая-шестая) и формирующимся терминальным цветком на третьей стадии развития (формирование элементов наружного круга, скорее всего чашелистиков). На рис. 113, З терминальный цветок на шестой стадии развития. Чуть ниже соцветий можно заметить стеблевой лист, в пазухе которого начинает развиваться паракладий 2 порядка (ось типа 2у). Терминальный цветок на самых ранних стадиях развития (до появления на нем каких-либо флоральных органов) крайне сложно отличить от меристемы соцветия из-за вариабельности числа боковых цветков от соцветия к соцветию. В соцветии на рис. 114, А два боковых цветка сильно приближены к терминальному. Такие случаи – не редкость на нашем материале, хотя чаще всего к ТЦ приближен только верхний цветок. Терминальный цветок опережает в развитии оба приближенных к нему цветка. В случае соцветия, изображенного на рис. 114, А у терминального цветка, как и у нижнего бокового, мы наблюдаем начало пятой стадии (формирования тычинок), а у верхнего бокового – вторую. Такое же опережение развития ТЦ относительно ЛЦ1 можно видеть и на рис. 113, Д-З.

На рис. 114, Б (то же соцветие, что и на рис. 113, Ж, с более отогнутыми боковыми цветками) по расположению стеблевого листа, 3 боковых цветков и наиболее крупных примордиев органов терминального цветка можно сказать, что зачатки органов терминального цветка продолжают спираль филлотаксиса оси соцветия. Этот феномен можно наблюдать и у других соцветий (например, рис. 114, В-Е).

У соцветий на рис. 114, Г, Д в терминальном цветке уже сформированы зачатки тычинок и пестика. На рис. 114, Е; рис. 115, А терминальный цветок достигает седьмой стадии (начинает формироваться трубка пестика и дифференцируются зачатки тычинок на пыльник и тычиночную нить). Отметим, что в соцветии на рис. 114, Е у наиболее приближенного верхнего бокового цветка не сформировался верхний медианный чашелистик. Самый нижний боковой цветок соцветия, верхушка которого представлена на рис. 115, А, достигает одиннадцатой стадии (рис. 115, Б).

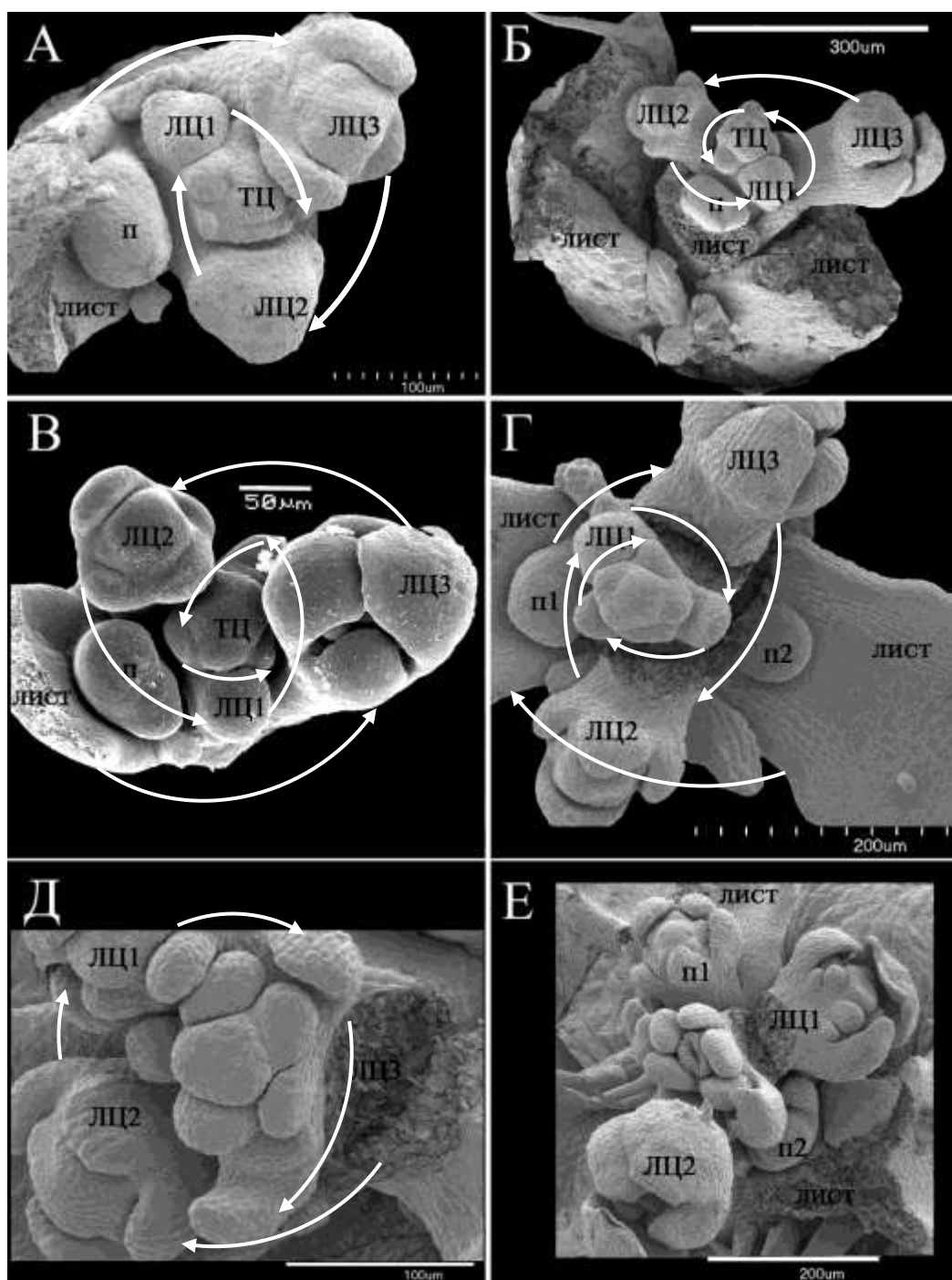


Рисунок 114. Развитие соцветия у мутанта *tfl1-2* и формирование терминального цветка соцветия.

А - верхушки соцветий с ТЦ, у которого формируются элементы второго круга. Б – то же соцветие, что и на рис. 112, Ж, с более отогнутыми боковыми цветками. В – Е – верхушки соцветий с ТЦ на разных стадиях развития. В-Г – заложение элементов второго круга ТЦ. Д – окончание формирования примордиев тычинок и начало образования трубки пестика ТЦ. Е – формирование трубки пестика у ТЦ и дифференциация тычинок на тычиночную нить и пыльник. А-Д - видно, что зачатки органов терминального цветка продолжают спираль филлотаксиса оси соцветия. Условные обозначения: ТЦ – терминальный цветок, ЛЦ – боковой цветок, п – паракладий, бр – брактя, стрелками показана генетическая спираль филлотаксиса.

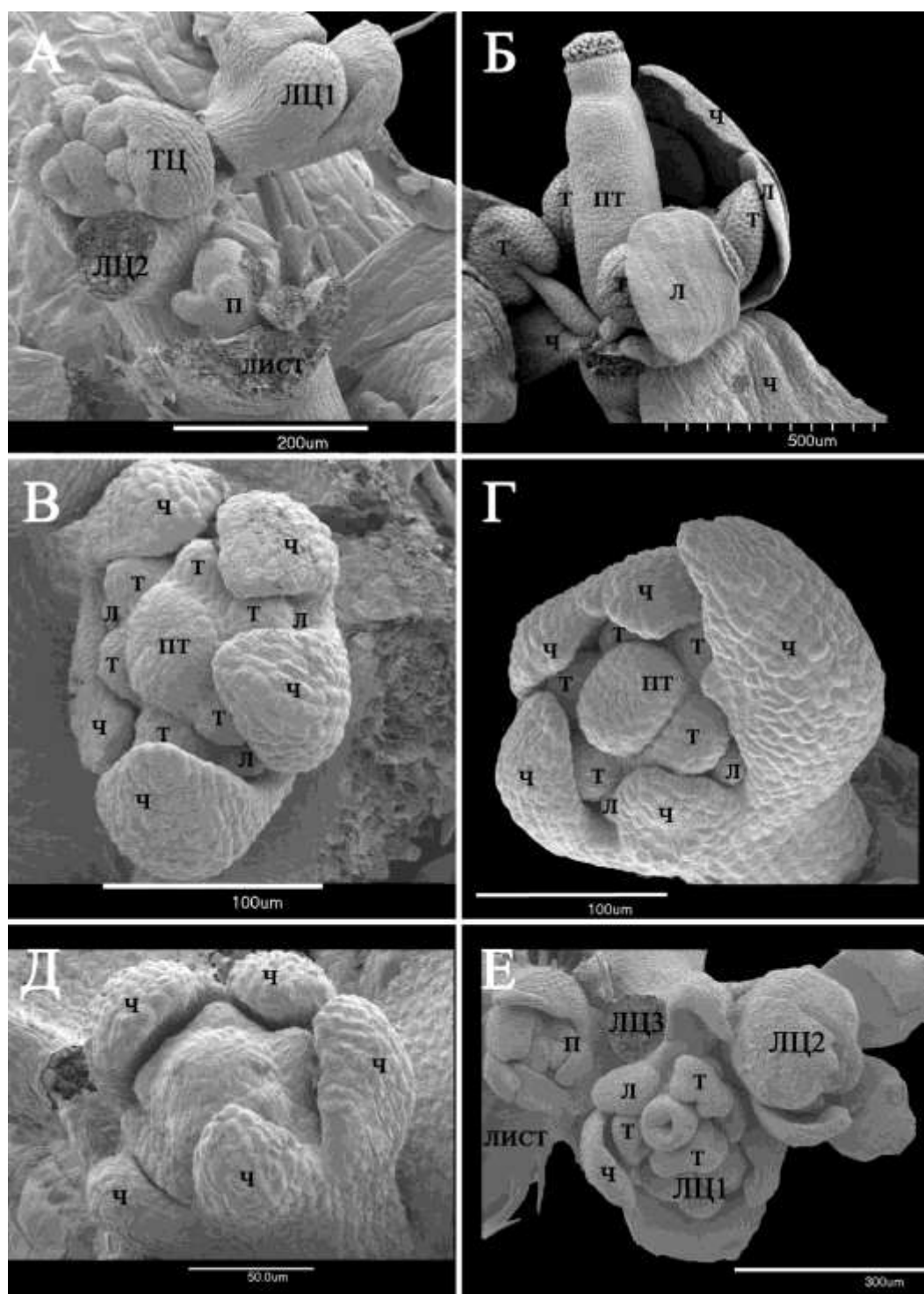


Рисунок 115. Развитие соцветие и терминального цветка у мутанта *tfl1-2*.

А - формирование трубки пестика и дифференциация зачатков тычинок на пыльник и тычиночную нить у ТЦ. Б - взрослый боковой цветок на стадии удлинения тычиночных нитей и образования рыльцевых папилл. В, Г – формирование пятичленных цветков в пазухе стеблевого листа. Д - формирование пятичленного бокового цветка, то же соцветие, что и на рис. 114, Г. Е – формирование щелей вскрывания пыльников и активных рост лепестков в ТЦ. Условные обозначения: ТЦ – терминальный цветок, ЛЦ – боковой цветок, п – паракладий, ч – чашелистик, л – лепесток, т – тычинки, пт – пестик.

На соцветиях, представленных на рис. 115, В-Е, в пазухе стеблевого листа видно формирование пятичленного цветка, заметны примордии 5 чашелистиков. Так как данный цветок отстает в развитии от вышележащих (рис. 114, Г, рис. 115, Е), то можно предположить, что это стеблевой паракладий (оси типа 2у), состоящий из одного цветка. На рис. 115, Г два чашелистика срослись между собой, однако видны примордии 5 тычинок, как и на рис. 115, Д.

У соцветий на рис. 115, Е, рис. 116, А терминальный цветок находится на восьмой стадии (удлинение трубка пестика, начинается развитие тек пыльника и активный рост лепестков). На рис. 116, Б-Г терминальный цветок на девятой-десятой стадии. На рис. 116, Б можно увидеть сформированный короткий столбик на пестике терминального цветка. На рис. 116, В можно наблюдать одну из стадий развития раскрытого плодолистика в терминальном цветке. На данных микрографиях видно (особенно на рис. 116, Г, где чашелистики ТЦ специально не отогнуты), что у терминального цветка в отличие от боковых цветков нет стадии бутона в развитии; хотя чашелистики и закладываются первыми, однако они никогда не закрывают терминальный цветок полностью.

Мутант tfl 1-11 (ось типа 1). Развитие соцветия *tfl 1-2* сходно с таковым у растений мутанта *tfl 1-2*, отличия только в числе формирующихся боковых цветков. Поэтому приведем лишь несколько микрофотографий, подтверждающих этот факт. На первом рис. 117, А мы видим молодое соцветие, на котором сформировано 9 цветков и начинают формироваться первые органы ТЦ (третья стадия). Об этом мы можем судить, так как на меристеме возникает сразу несколько выпуклостей будущих примордиев наружных органов (в то время будущие примордии цветков возникают последовательно, а не одновременно) и еще потому, что сформировано уже достаточно большое число цветков. На рис. 117, Б образованы все зачатки органов ТЦ, из центрального треугольника разовьется трубка пестика (шестая стадия), в то время как ЛЦ1 находится только в начале пятой стадии, то есть ЛЦ1 отстает в своем развитии от ТЦ, как и у растений *tfl 1-2*. На рис. 117, Б виден паракладий в пазухе стеблевого листа, один из его цветков – с 5 чашелистиками.

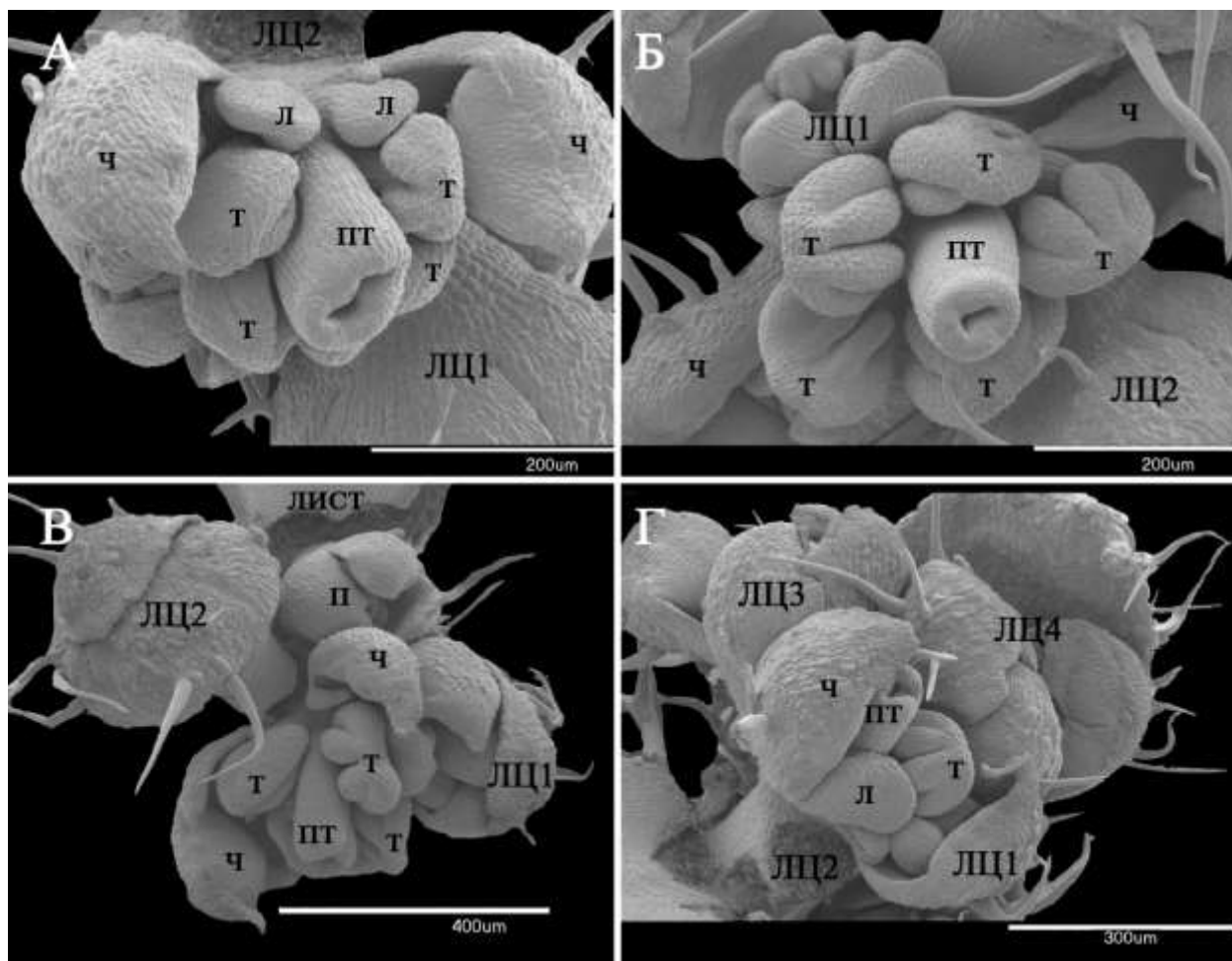


Рисунок 116. Развитие терминального цветка главной оси у мутанта *tfl1-2*.

А – формирование щелей вскрывания пыльников и активных рост лепестков в терминальном цветке. Б – формирования короткого столбика и начало формирования рыльцевых папилл. В – терминальный цветок не закрыт полностью чашелистиком, в то время как верхний боковой цветок практически полностью укрыт одним чашелистиком. Г - у терминального цветка в отличие от боковых цветков нет стадии «бутона» в развитии. Условные обозначения: ТЦ – терминальный цветок, ЛЦ – боковой цветок, ч – чашелистик, л – лепесток, т – тычинки, пт – пестик. Подписаны органы только терминального цветка.

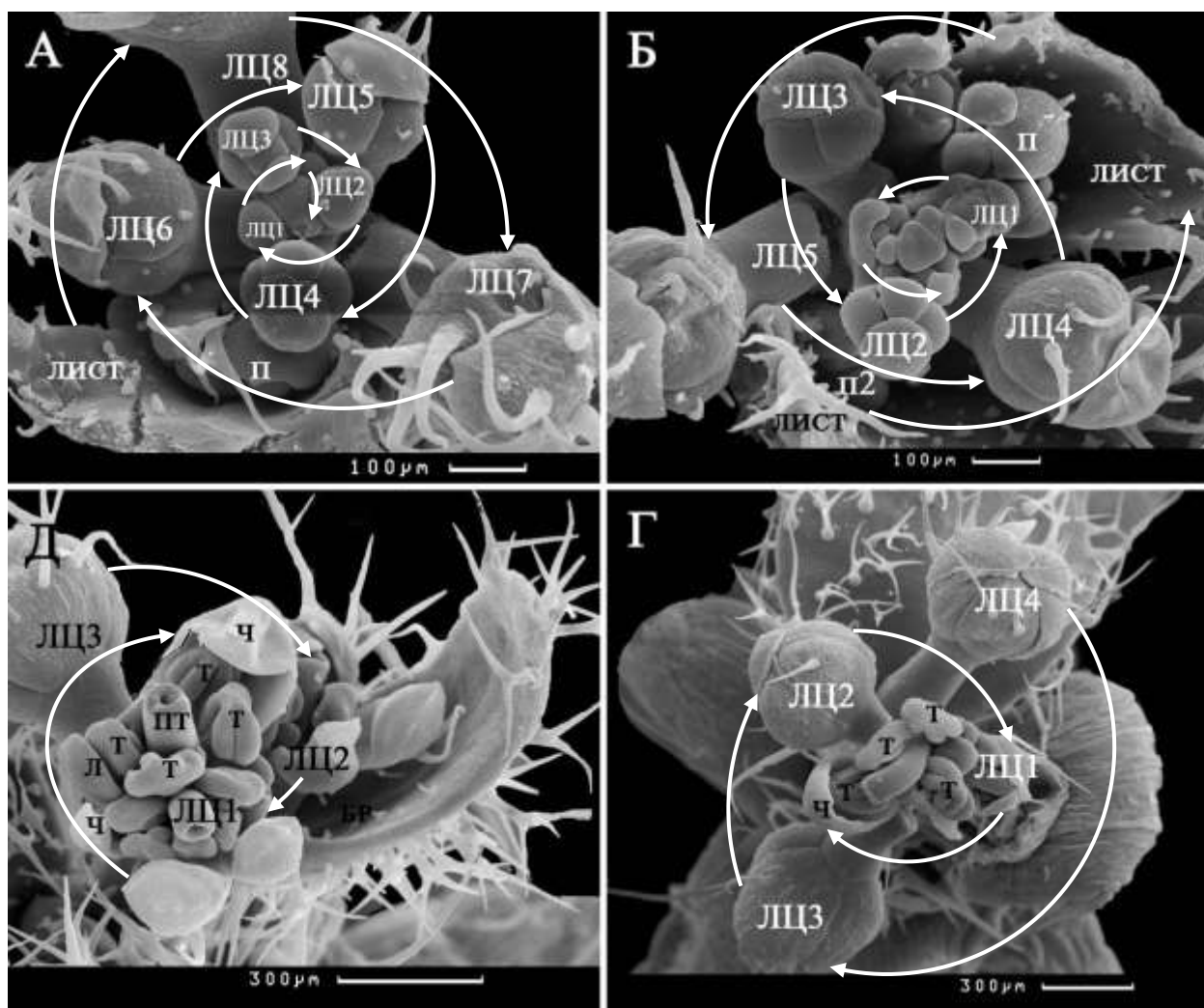


Рисунок 117. Развитие соцветия и форсирование терминального цветка у мутанта *tfl1-11*.

А – формирование примордиев первых органов терминального цветка наружного круга, продолжающих спиральных филлотаксис цветков, разные стадии развития боковых цветков. Б – зачатки всех органов терминального цветка сформированы, чашелистики терминального цветка не создают «бутона», хотя уже сформирован зачаток пестика. Видно, что верхний латеральный цветок отстает в своем развитии от терминального. В – сильно сближенные терминальный и верхний латеральный цветок на стадии образования щелей вскрывания и активного роста лепестков. Г – сильно сближенные терминальный и верхний латеральный цветок на стадии формирования рыльцевых папилл и роста лепестков. А-Г – видно, что органы наружного круга терминального цветка продолжают спираль филлотаксиса. Условные обозначения: ТЦ – терминальный цветок, ЛЦ – боковой цветок, ЛЦ1 – верхний боковой цветок, п – паракладий, бр – брактя, л – стеблевой лист, ч – чашелистик, л – лепесток, т – тычинки, пт – пестик, белыми стрелками показана генетическая спираль филлотаксиса.

На рис. 117, В, Г представлены ТЦ на десятой-одиннадцатой стадиях развития с сильно приближенными к ним боковыми цветками, однако чашелистики не закрывают ТЦ и не формируют стадию бутона. На рис. 117, Г боковой цветок не имеет со стороны ТЦ околоцветника, однако два оставшихся чашелистика плотно примыкают к пестику, пытаясь образовать бутон, насколько это возможно. Такой эффект никогда не наблюдается в ТЦ, который остается открытым с самого начала своего развития и до конца. На рис. 117, В эффект образования бутона у приближенных боковых цветков не виден из-за артефакта расслоения и вздутия концов чашелистиков после сушки в критической точке.

Выяснив, что развитие соцветий и формирование ТЦ у *tfl1-2* и *tfl1-11* (более отличного от других изученных мутантов по гену *TFL1* по статистическим и морфологическим характеристикам) не имеет принципиальных различий, мы решили не изучать столь же детально все оставшиеся мутанты *tfl1*, а выяснить, есть ли отличия в развитии с паракладиями из розетки, тем более что отмеченные нами паракладии в пазухах стеблевых листьев имеют интересные цветки с 5 чашелистиками.

Мутанты tfl1-11, tfl1-12, tfl1-13, tfl1-14 (ось тина 2p). Развитие соцветий в пазухах розеточных листьев повторяет развитие главной оси. И так же, как и главные оси, оси типа 2p изученных мутантов по гену *TFL1* не имеют выраженных различий по особенностям морфогенеза, кроме отличий в числе боковых цветков. Поэтому кратко приведем аналогичные стадии развития для вышеперечисленных мутантов, на которых выявляются все основные особенности развития соцветия и формирования терминального цветка (рис. 118, рис. 119). На рис. 118, А стадия развития соцветия, когда от меристемы соцветия отделяются боковые цветки. Затем меристема соцветия превращается во флоральную, и на ней уже начинают формироваться примордии органов терминального цветка (третья стадия), сохраняя спираль филлотаксиса цветков как минимум у первых трех зачатков органов (рис. 118, Б-Е). Далее органы ТЦ начинают увеличиваться в размере. Наибольший размер имеет чашелистик, заложившийся первым. В течение некоторого времени по относительной величине органов наружного круга можно судить о последовательности их заложения. Видно, что боковые цветки, приближенные к терминальному, развиваются медленнее него (рис. 118, Б, В, Д, Е). Терминальный цветок, в отличие от боковых, не формирует закрытый бутон (рис. 118, Г, Е, рис. 119, В).

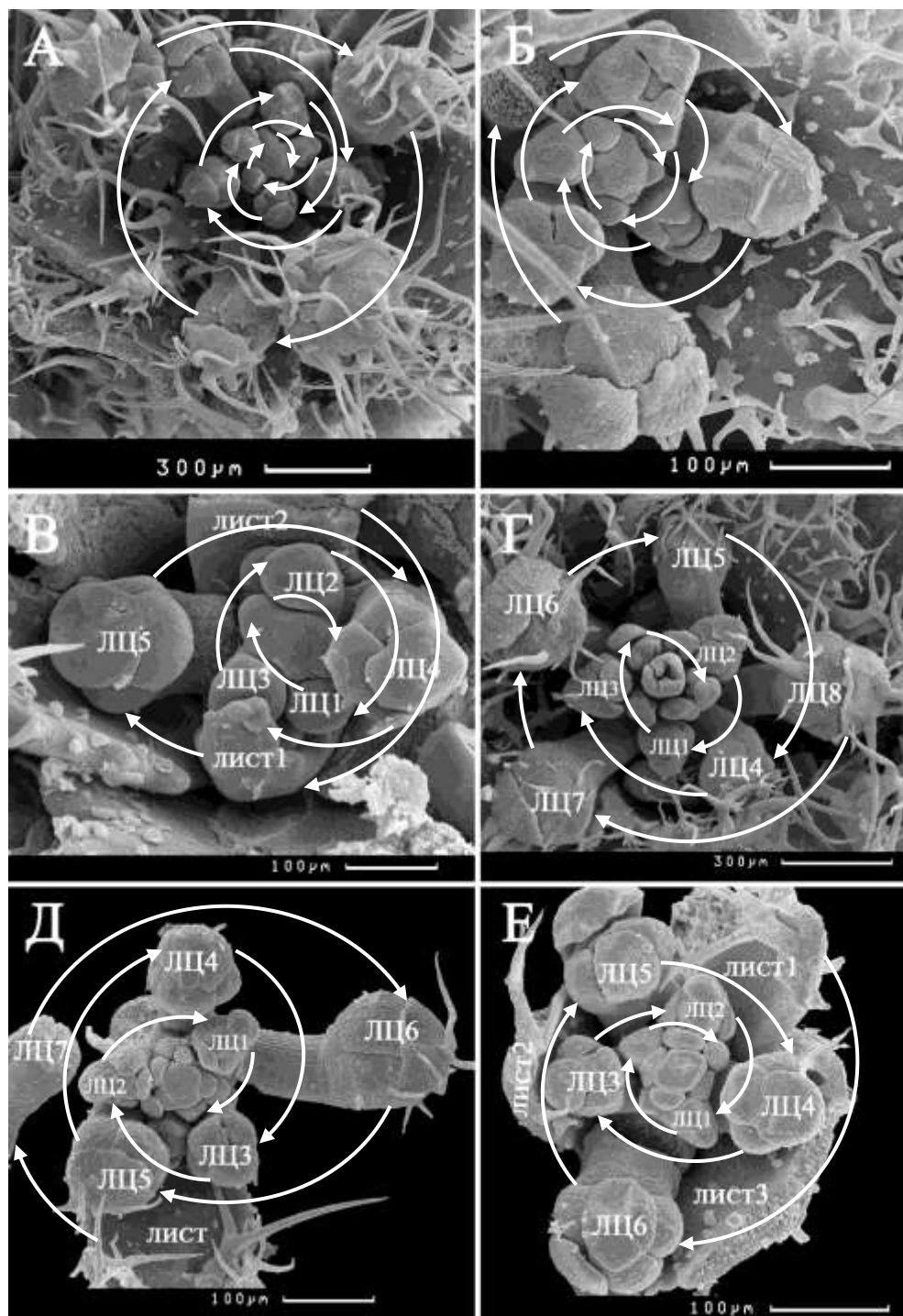


Рисунок 118. Развитие паракладиев в пазухах розеточных листьев (оси типа 2p) у мутантов *tfl1-11*, *tfl1-12*, *tfl1-13*, *tfl1-14*.

А-Б – паракладии мутанта *tfl1-11*, В – паракладий мутанта *tfl1-1-12*, Г – паракладий мутанта *tfl1-1-13*, Д-Е – паракладии мутанта 1-14. А – развитие соцветия, от меристемы соцветия отделилось на данной стадии 14 боковых цветков. Б -Е - Видно, что зачатки органов или уже сформированные органы наружного круга терминального цветка продолжают спираль филлотаксиса оси соцветия. Г-Е – разные стадии формирования терминальных цветков. Условные обозначения: ТЦ – терминальный цветок, ЛЦ – боковой цветок, п – паракладий, стрелками показана генетическая спираль филлотаксиса.

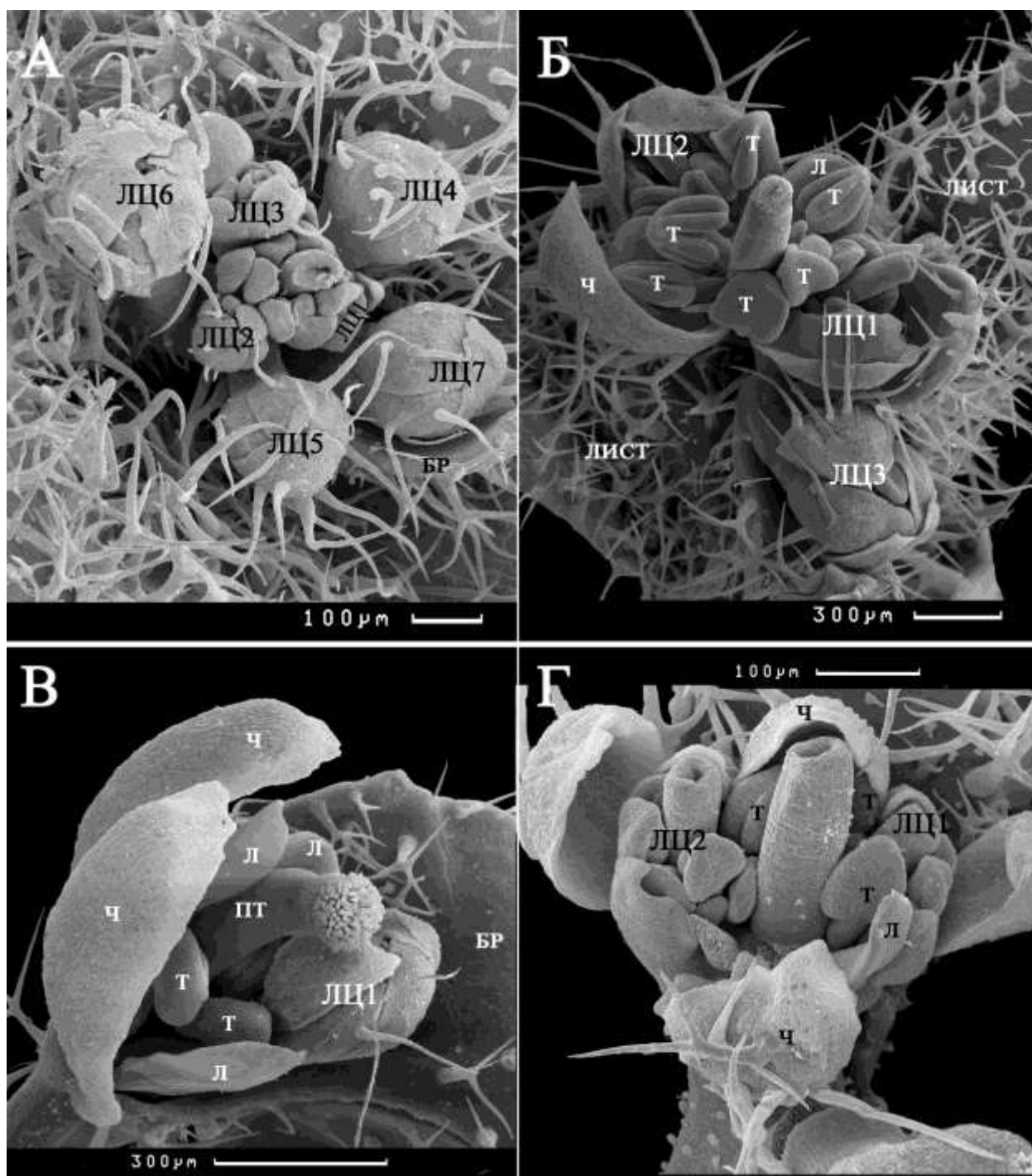


Рисунок 119. Развитие и разнообразие терминальных структур паракладиев в пазухах розеточных листьев (оси типа 2p) у мутантов *tfl1-11*, *tfl1-12*, *tfl1-13*, *tfl1-14*.

А - *tfl1-11*. Б - *tfl1-13*. В - *tfl1-12*. Г - *tfl1-14*. А-Г – поздние стадии формирования терминального цветка на паракладиях. А – стадия формирования трубки пестика у терминального цветка. Б, Г – два боковых цветка сильно приближены к терминальному, в месте соприкосновения цветков околоцветник не развивается. В – терминальный цветок с приближенным к нему боковым цветком, сидящим в пазухе брактей. Условные обозначения: ТЦ – терминальный цветок, ЛЦ – боковой цветок, п – паракладий, бр – брактя, ч – чашелистик, л – лепесток, т – тычинки, пт – пестик.

На рис. 119 представлены более поздние стадии развития ТЦ (восьмая-одиннадцатая). На рис. 119, Б, Г видно, насколько могут быть приближены боковые цветки к терминальному, что уже на десятой стадии (рис. 119, Г) становится сложно указать, к какому цветку относится каждый конкретный орган, хотя все еще заметна разница в развитии (у боковых цветков тычинки менее развиты, чем у ТЦ).

Мутанта tfl 2-1 (ось тина 1). На рис. 120, А представлен проросток мутанта *tfl 2-1* с голыми семядолями, между которыми идет формирование розеточных листьев, несущих разветвленные волоски на адаксиальной стороне листа (рис. 120, Б). Затем происходит увеличение в размерах семядолей, формирование и активный рост 6-7 листьев. На рис. 120, В на соцветии сформированы первые два боковых цветка на первой-второй стадиях развития. На рис. 120, Г на соцветии сформированы 3 цветка на стадиях развития от второй до шестой (начало формирования трубки пестика). На рис. 120, Д на соцветии виден терминальный цветок на пятой стадии развития (начало формирования тычинок) и 2 боковых цветка, причем ЛЦ1 на третьей стадии своего развития, то есть он отстает от ТЦ. На рис. 120, Е виден терминальный цветок на восьмой стадии развития (рост трубки пестика, формирование щелей вскрывания тычинок). Одиннадцатая стадия развития ТЦ (формирование рыльцевых папилл и удлинение лепестков) показана на рис. 121, А, Б. Органы терминального цветка закладываются, продолжая спираль филлотаксиса на оси соцветия (рис. 121, Е), однако это нам удалось задокументировать лишь на растениях, выращенном на коротком дне. Короткий световой день является неблагоприятным фактором, и поэтому растение замедляет свое развитие: образует больше розеточных листьев, соцветие долго остается на уровне розетки и междоузлия не удлиняются. В то время как на длинном дне междоузлия начинают вытягиваться раньше образования ТЦ, структура удлиняется и получить изображение соцветия так, чтобы была хорошо видна спираль филлотаксиса на оси соцветия и одновременно расположение органов ТЦ, у *tfl 2-1* сложно. Отметим, что у *tfl 1-2* развитие соцветия на длинном дне на уровне розетки протекает дольше, чем *tfl 2-1* (ТЦ *tfl 1-2* полностью формируется на уровне розетки), поэтому никаких проблем ранее не возникало, и все приведенные выше описания основаны на материале, выращенном на длинном дне. На рис. 121, А-Д представлен спектр разнообразия терминальных структур у *tfl 2-1*. Можно заметить, что большая часть из них имеет меньшее число органов, чем у описанных выше мутантов по гену *TFL1*.

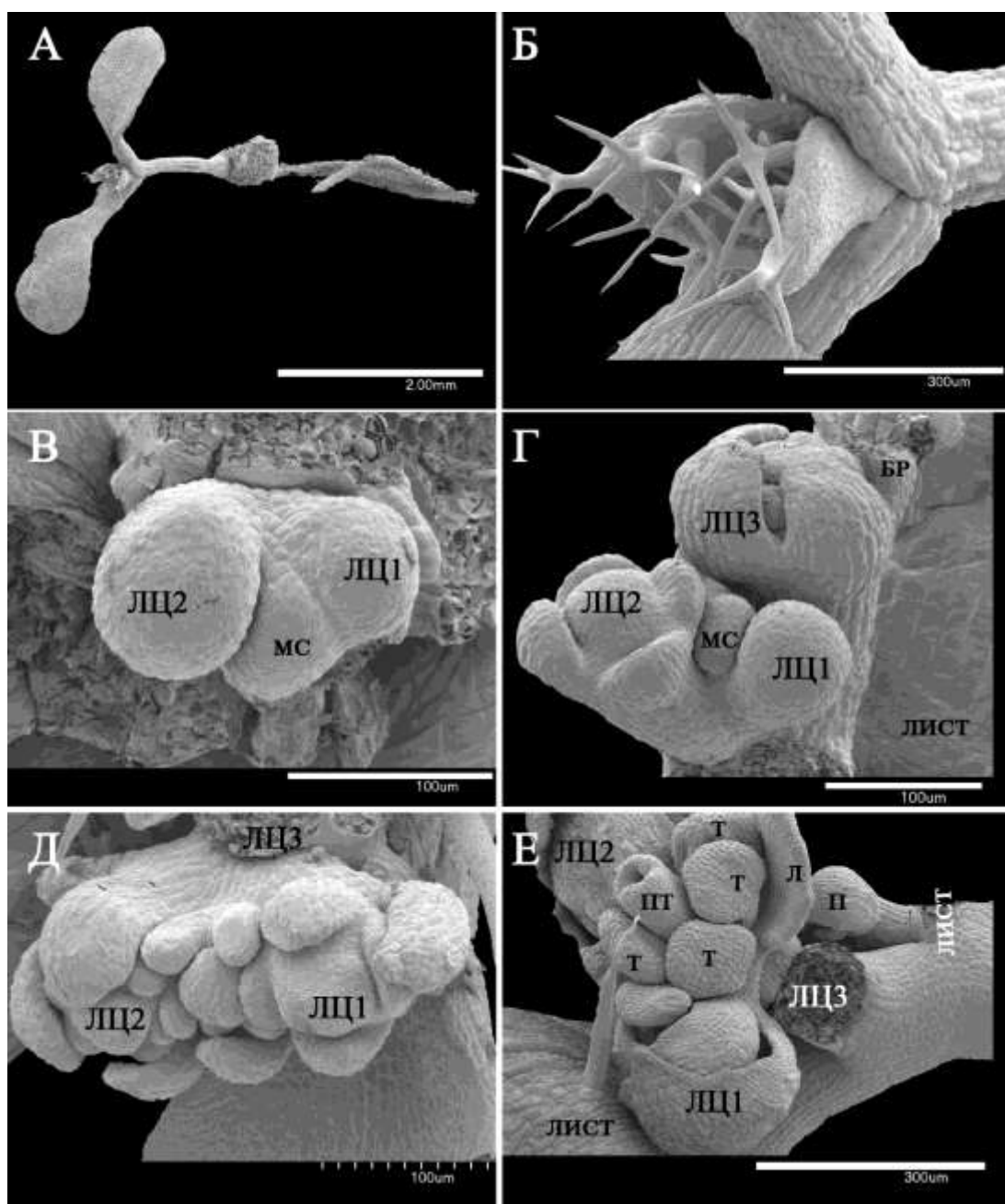


Рисунок 120. Развитие соцветие и формирование терминального цветка у мутанта *tfl2-1*.

А – проросток с семядолями. Б – маленькие розеточные листья с ветвящимися волосками, характерными все листьям, кроме семядолей. В – молодое соцветие с первыми двумя примордиями цветков. Г – соцветие с тремя цветками: верхний на стадии шаровидного примордия, средний на стадии формирования чашелистиков, нижний сформировал тычинки и из остатка флоральной меристемы в центре, из которой будет формироваться пестик. Д – верхушка соцветия с терминальным и двумя приближенными боковыми цветками, видно, что ЛЦ1 на более ранней стадии развития, чем ТЦ. Е – терминальный цветок на стадии формирования щелей вскрывания у тычинок. Условные обозначения: ТЦ – терминальный цветок, ЛЦ – боковой цветок, п – паракладий, бр – брактя, ч – чашелистик, л – лепесток, т – тычинки, пт – пестик, мс – меристема соцветия.

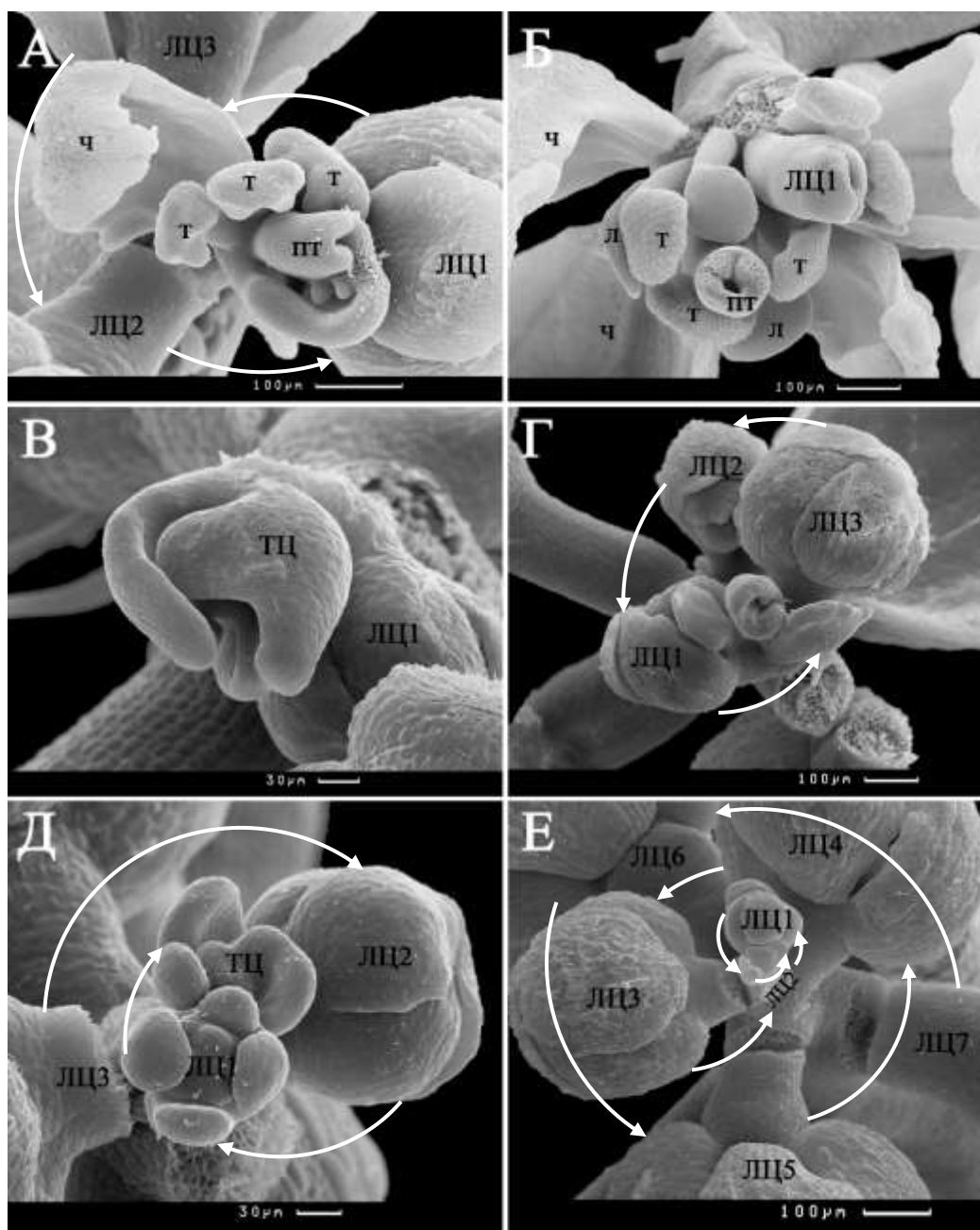


Рисунок 121. Развитие и разнообразие терминальных цветков у мутанта *tfl2-1*.

А – ТЦ на стадии образования щелей вскрывая у пыльников. ТЦ состоит из одного чашелистика, трех тычинок и двух несросшихся плодолистиков, видны семязпочки. Б – ТЦ и ЛЦ1 сильно сближенные. ТЦ на стадии формирования рыльцевых папилл и удлинения лепестков. Часть околоцветника была удалена. В – сильно редуцированный ТЦ, представленный двумя плоскими органами. На данной стадии их невозможно идентифицировать, хотя чаще всего в похожих случаях встречаются раскрытые плодолистики. Г – редуцированный ТЦ, представленный не до конца сросшимся пестиком с 1 плоским органом неидентифицируемом на данной стадии. Д – развитие ТЦ между ЛЦ нормального строения. Е – соцветие мутанта *tfl2-1*, выращенное на коротком дне (образуется больше цветков, чем на длинном дне и замедляется развитие соцветия и удлинение междоузлий). А, Г, Е - Можно увидеть зачатки первых органов ТЦ продолжают спираль филлотаксиса главной оси. Условные обозначения: ТЦ – терминальный цветок, ЛЦ – латеральный цветок, ч – чашелистик, т – тычинка, пт – пестик, белыми стрелками показана генетическая спираль филлотаксиса.

Васкулатура соцветия *A. thaliana*. Дикий тип *Columbia*. *Васкулатура соцветия.* В оси соцветия в междоузлиях идут 8-10 коллатеральных пучков, расположенных в один круг. В боковой цветок уходит один пучок из оси соцветия (изучено на 133 цветках, рис. 122, рис. 123). Между отходящим в боковой цветок проводящим пучком и соседними с ним пучками возникают флоэмные перемычки, которые идут горизонтально. После отхождения бокового цветка один из пучков в оси соцветия делится в тангентальной плоскости, и число пучков восстанавливается до исходного состояния. Ближе к верхушке соцветия число пучков в оси соцветия перестает восстанавливаться после отхождения пучков в цветки и в самые молодые цветки уходят последние пучки. Периодически между парой соседних пучков в оси соцветия возникают косо-вертикальные флоэмные перемычки. Всего изучено анатомически 3 соцветия (на первом - 45 цветков, на втором – 47, на третьем – 41 цветок).

Васкулатура цветка. Пучок, отходящий в цветок, быстро разделяется на 4 пучка, идущих в цветоножке. В основании цветоложа пучки многократно делятся и образуют кольцо из очень близко расположенных пучков. Затем от цветоложа отходят трансверзальные чашелистики, которые снабжаются 3 проводящими пучками каждый (здесь и далее уровни отхождения органов цветка), за ними отходят трансверзальные парные нектарники. Чуть выше отходят медианные чашелистики, которые также снабжаются 3 пучками и за ними отходят парные нектарники. Нектарники не васкуляризованы. Далее от цветоложа на одном уровне отходят короткие тычинки и лепестки (в каждый орган входит по одному проводящему пучку). Пучки, отходящие в края соседних чашелистиков и расположенный между ними лепесток, образуются в результате деления одного общего пучка. Немного выше отходят парные медианные длинные тычинки, которые иннервируются одним пучком каждая. В гинецее каждый плодолистик иннервируется 1 пучком вдоль спинной стороны и 2 пучками вдоль брюшной стороны. Всего изучено анатомически 2 цветка дикого типа, и эти данные полностью согласуются с литературными данными по цветкам крестоцветных.

Мутант *tfl1-2*. *Ось типа 1.* В оси соцветия в междоузлии идут 4-6 коллатеральных пучков в одном кругу (Локк и др., 2012; Lock et al., 2012b). Перед отхождением бокового цветка или стеблевого паракладия число проводящих пучков в оси соцветия увеличивается по сравнению с числом пучков в междоузлии за счёт деления некоторых пучков (обычно деление претерпевают пучки, расположенные в непосредственной близости от будущего места отхождения цветка).

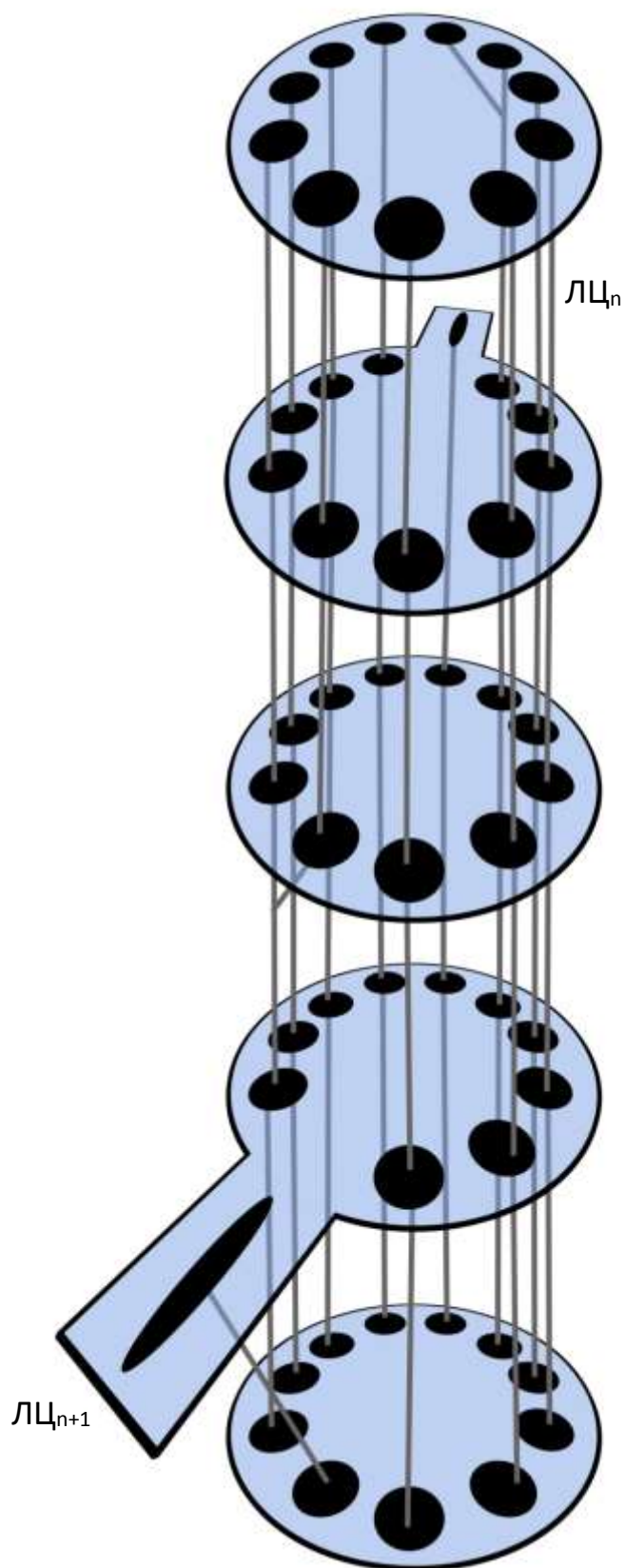


Рисунок 122. Отхождение пучка в боковой цветок без брактей у дикого типа *A. thaliana* (экотип *Columbia*).

В оси соцветия идет 11 пучков, каждый боковой цветок снабжается одним пучком. Условные обозначения: ЛЦ – боковой цветок.

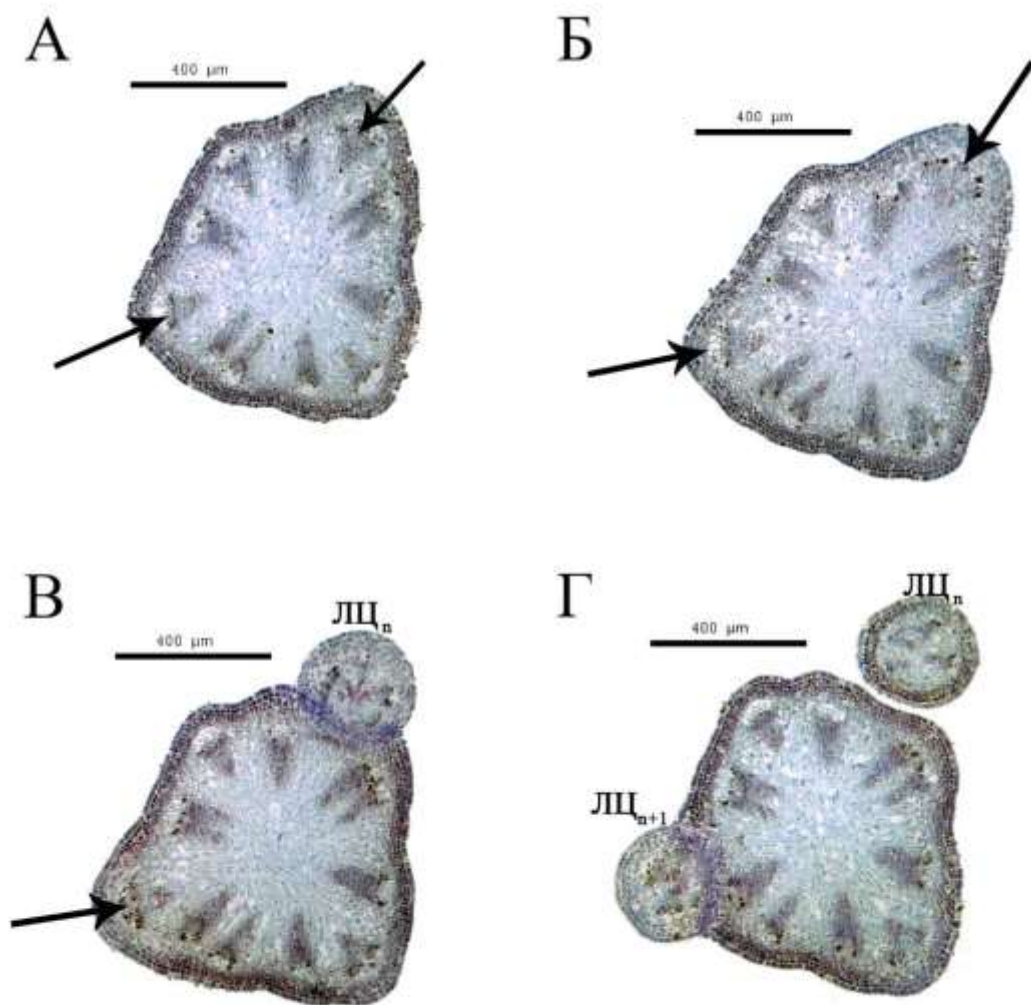


Рисунок 123. Отхождение пучков в боковой цветок без брактей у дикого типа *A. thaliana* (экотип *Columbia*) на фотографиях срезов.

А-Г – последовательное отхождение от оси соцветия боковых цветков. Каждый боковой цветок снабжается 1 пучком. Пучок, отходящий в цветок, начинает рано делиться, образуя 4 пучка, идущие в цветоножке. Условные обозначения: ЛЦ – боковой цветок, стрелки указывают на пучки, отходящие в будущие боковые цветки.

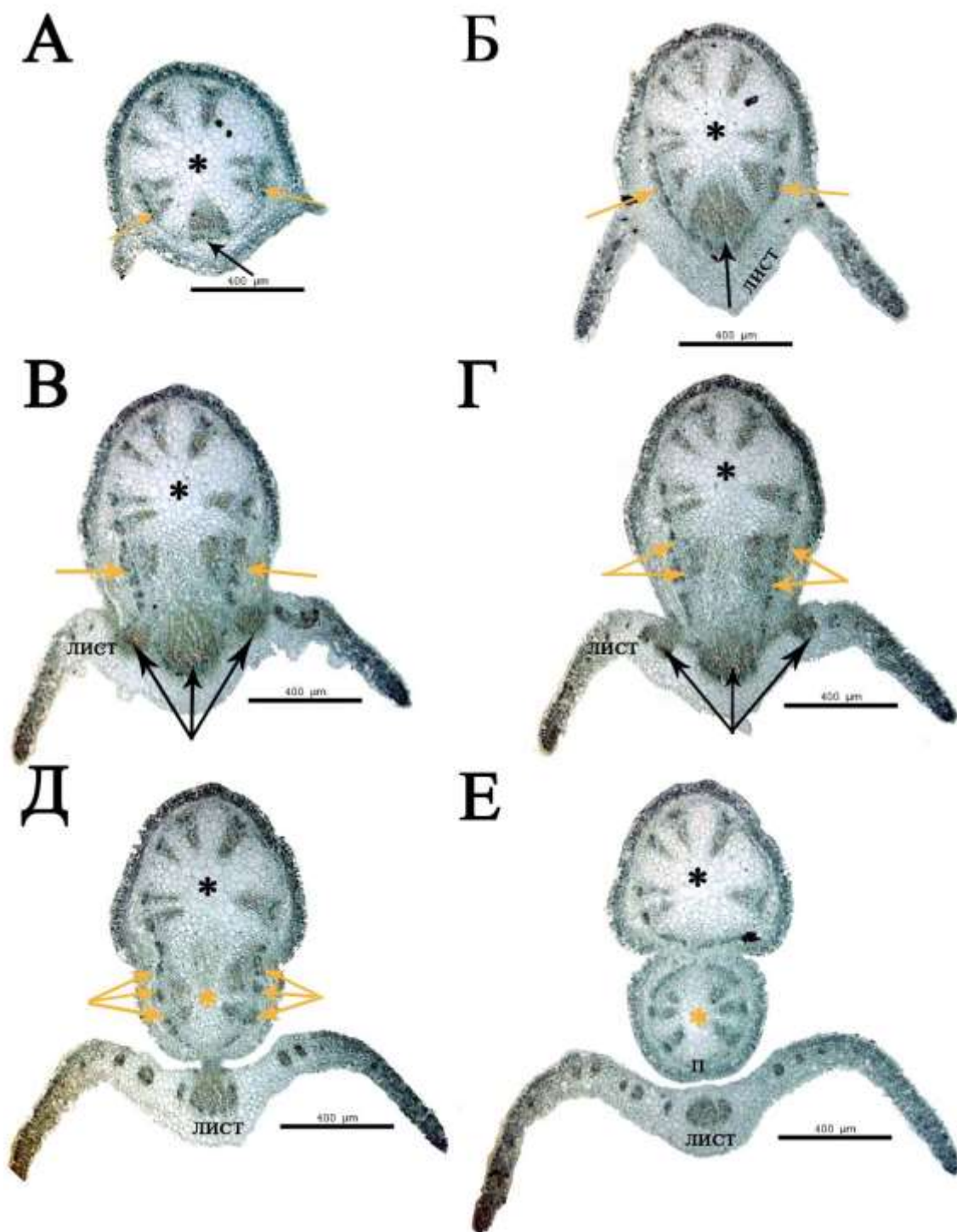


Рисунок 124. Отхождение пучков в стеблевой паракладий (оси типа 2у) у мутанта *tfl1-2 A. thaliana*.

А-Е – отхождение стеблевого паракладия. Комплекс паракладий-лист снабжается 3 пучками из оси соцветия: центральный снабжает лист (начинает быстро делиться), 2 боковых – ось паракладия. Черная стрелка показывает пучок, снабжающий лист и его производные, оранжевые стрелки - на пучки, снабжающие паракладий и их производные, оранжевая звезда обозначает центр оси паракладия, черная звезда – центр оси главного соцветия, п - паракладий.

При снабжении стеблевого паракладия (рис. 124) выделяется V-образная группа из трех пучков, которые постепенно отделяются от общего круга и уходят в соответствующие боковые органы: 1 центральный пучок снабжает стеблевой лист и 2 пучка остаются в паракладии. Пучок, снабжающий лист, соединяется флоэмными перемычками с пучками паракладия и очень быстро делится еще до полного отделения листа и в итоге сразу после его отхождения в нем можно увидеть, как минимум 4 пучка. Пучки в оси соцветия паракладия тоже делятся до образования, как правило, 6 пучков (здесь и далее указано, сколько случаев такого строения было встречено, 6 осей типа 2у). Сходным образом снабжаются и боковые цветки с брактеей (рис. 125; Локк и др., 2012; Lock et al., 2012b), однако два пучка, отходящие в цветок затем разделяются на 4 пучка, идущие в цветоножке (4 цветка). Если же цветок сидит не в пазухе брактей (Локк и др., 2012; Lock et al., 2012b), то в боковой цветок отходит 4 пучка (2 цветка), 3 пучка (8 цветков) или 2 нормальных пучка и 1 флоэмный пучок (5 цветков), 2 пучка из оси соцветия (7 цветков, рис. 126), 1 пучок (5 цветков). В терминальный цветок уходит 3-6 пучков (7 цветков, рис. 125, рис. 126). Всего изучено анатомически 7 соцветий.

При сравнении снабжения терминального (N=7) и боковых цветков (N=31) с помощью критерия Mann-Whitney было выявлено, что терминальный цветок снабжается достоверно большим ($p=0,000347$) числом пучков, чем боковые (рис. 128).

Ось типа 2р. В оси соцветия идут 5-7 коллатеральных проводящих пучков в одном кругу. 3 пучка снабжают комплекс паракладий-лист (4 оси типа 3р). Как и в предыдущем случае, в лист уходит 1 центральный пучок, а в паракладий два боковых, которые затем разделяются и образуют 5-6 пучков в оси соцветия типа 2у. В нижний боковой цветок с брактеей отходит 3 пучка (8 цветков, рис. 127). Были встречены и уклоняющиеся типы снабжения цветка с брактеей: 1 полноценный проводящий пучок из оси соцветия и 1 флоэмный (они сливаются и затем делятся, так что в брактею уходит 1 пучок и в цветоножке остаются несколько пучков, 1 цветок), 2 пучка (2 цветка), 4 пучка (листовой след не 1-пучковый, а 3-пучковый, 1 цветок). В боковой цветок без брактеей уходит либо 2 полноценных пучка (8 цветков), либо 2 нормальных пучка и 1 флоэмный (4 цветка), либо три полноценных пучка (6 цветков). Один раз встречены случаи, когда в боковой цветок уходит 1 пучок и 2 флоэмных пучка, 3 полноценных пучка и 1 флоэмный. В терминальный цветок уходит 4 пучка (2 цветка) или 6 пучков (4 цветков).

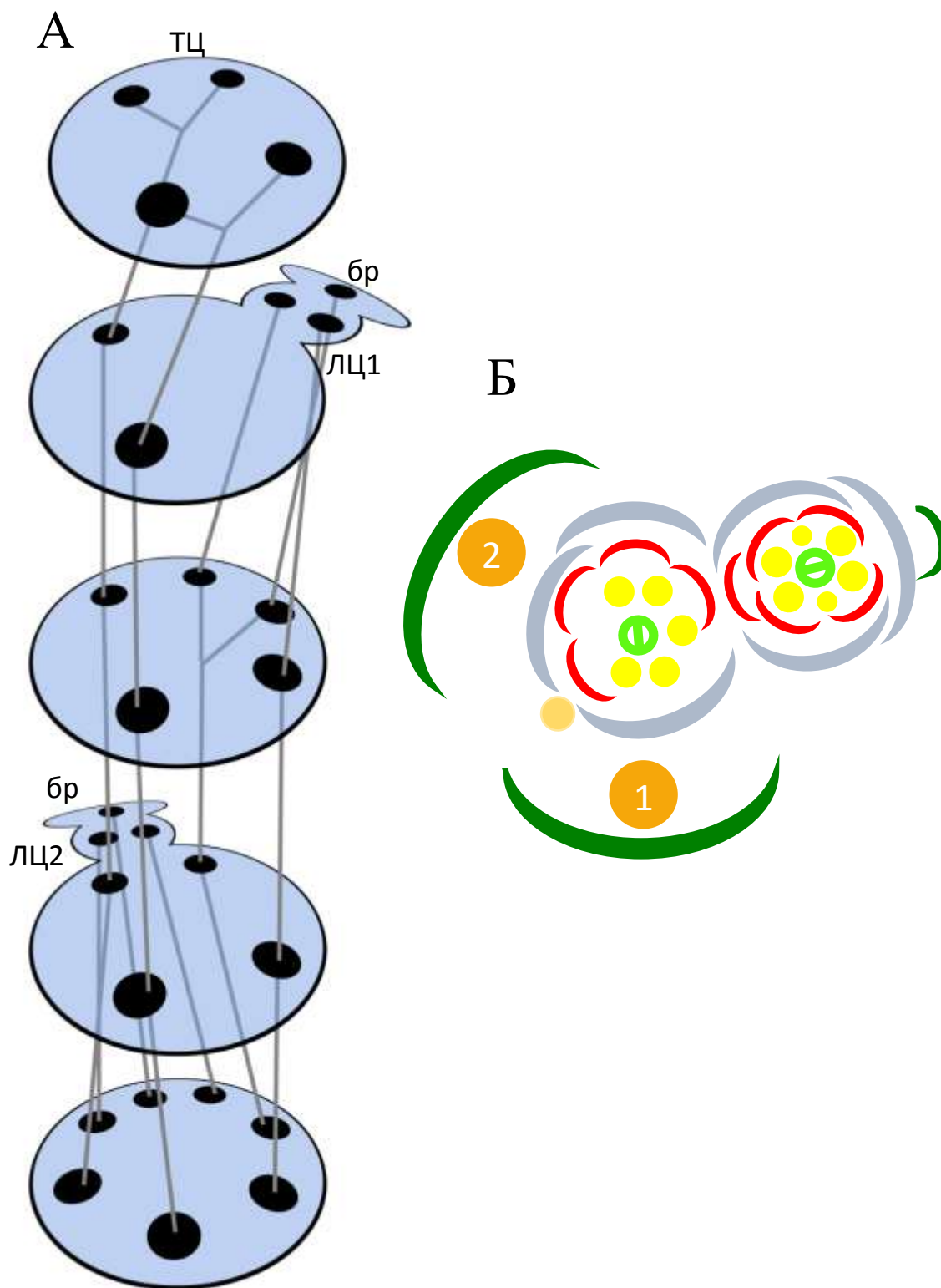


Рисунок 125. Отхождение проводящих пучков в боковой цветок с брактеей у мутанта *tfl1-2 A. thaliana* (ось типа 1).

А – васкулатура верхушки оси соцветия с двумя отходящими боковыми цветками и терминальным цветком. В комплекс брактее-цветок уходит 3 пучка: 2 – в цветоножку, 1 – в брактее. Б – диаграмма терминального цветка данного соцветия. Условные обозначения: зеленым – брактее, серым – чашелистики, красным – лепестки, желтым – тычинки, оранжевым – боковые цветки, бежевым – трубочка, салатовым – пестик, бр – брактее, ЛЦ – боковой цветок, ТЦ – терминальный цветок.

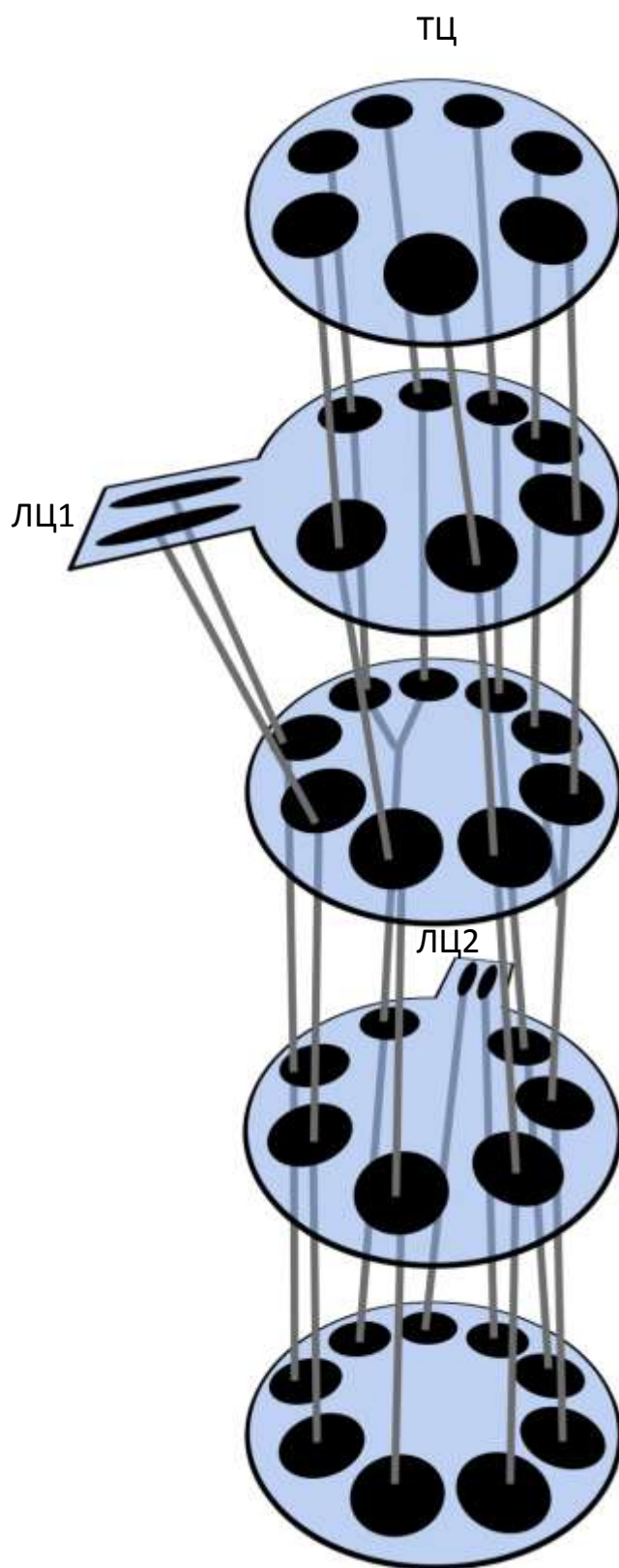


Рисунок 126. Отхождение проводящих пучков в боковой цветок с брактеей у мутанта *tfl1-2 A. thaliana* (ось типа 1).

У приведенного соцветия в боковые цветки без брактей уходит по 2 пучка, терминальный цветок снабжается 7 пучками. Условные обозначения: ЛЦ – боковой цветок, ТЦ – терминальный цветок.

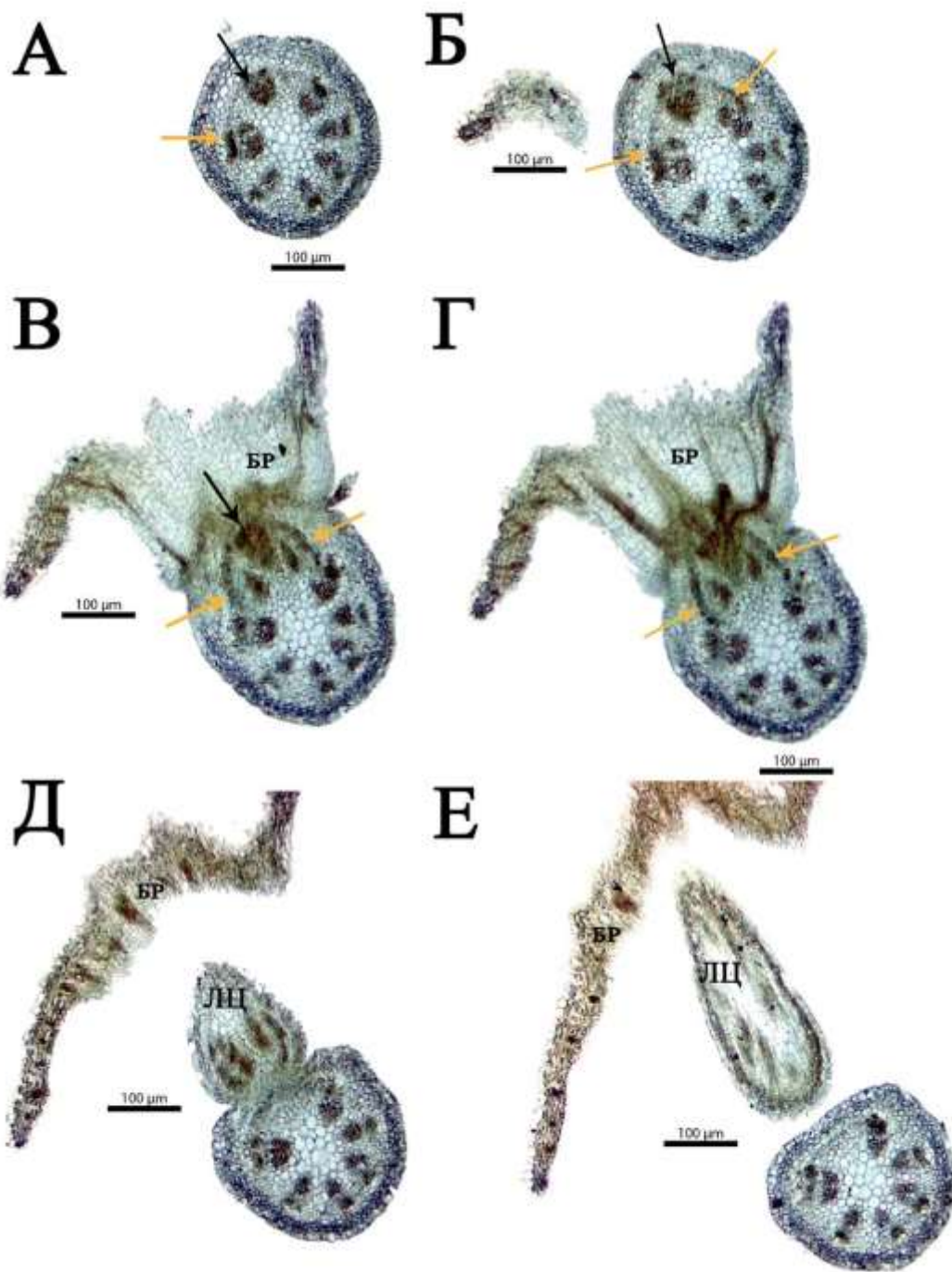


Рисунок 127. Отхождение проводящих пучков в боковой цветок с брактеей у мутанта *tfl1-2 A. thaliana* (ось типа 2р) на фотографиях срезов.

А-Е – отхождение бокового цветка с брактеей от оси соцветия. Видно, что комплекс брактее-цветок, снабжается 3 пучками (центральный, быстро разделяясь, снабжает брактеей, 2 других – цветок). Условные обозначения: черная стрелка указывает на пучок, снабжающий брактеей, оранжевые стрелки – на пучки, снабжающие боковой цветок, ЛЦ – боковой цветок, бр – брактеея.

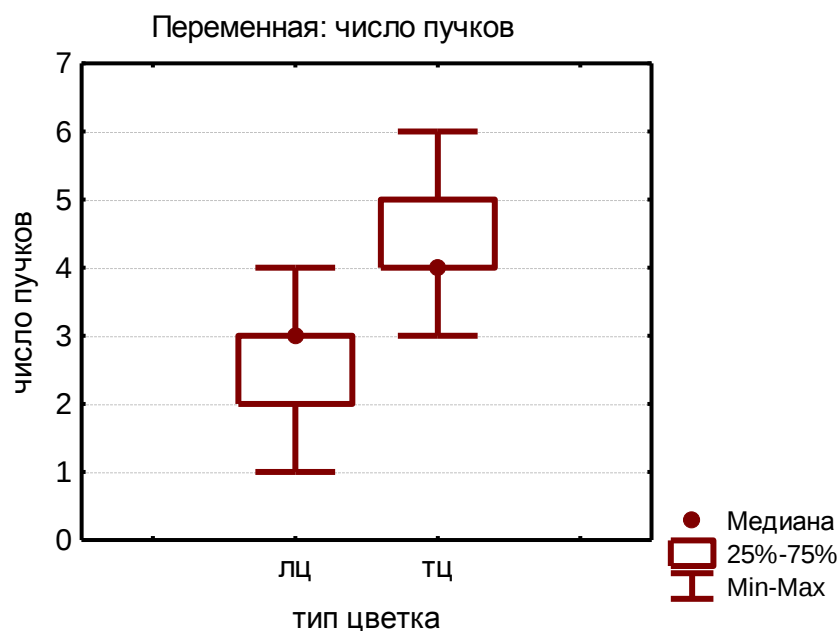


Рисунок 128. Отличия в числе отходящих пучков в терминальный (N=7) и боковые цветки (N=31) на оси типа 1 у мутанта *tfl1-2*.

Терминальный цветок снабжается достоверно большим ($p=0,000347$) числом пучков. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок, ТЦ – терминальный цветок.

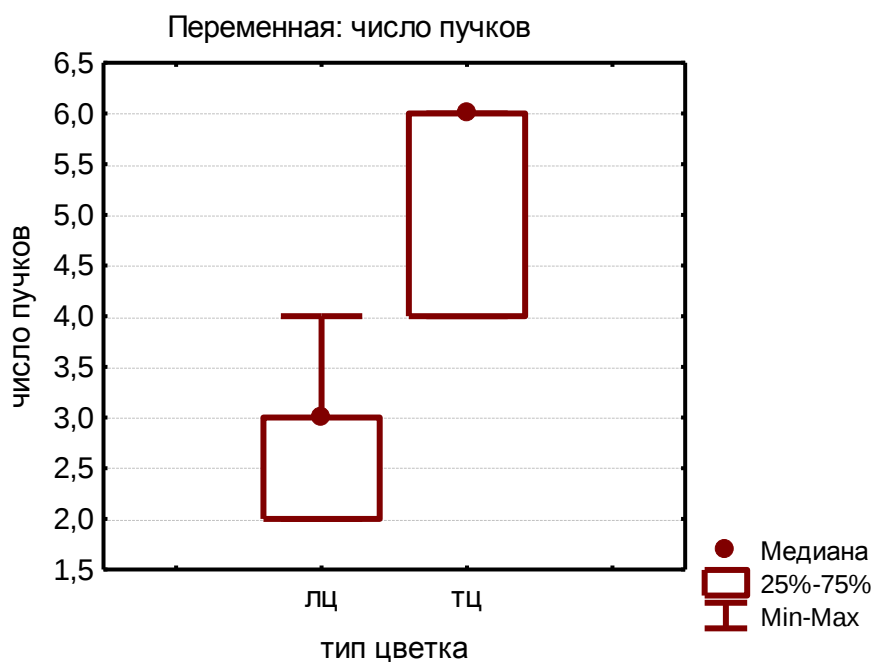


Рисунок 129. Отличия в числе отходящих пучков в терминальный (N=6) и боковые цветки (N=32) на оси типа 2p у мутанта *tfl1-2*.

Терминальный цветок снабжается достоверно большим ($p=0,000044$) числом пучков, чем боковые. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок, ТЦ – терминальный цветок.

Встречен один экземпляр с фасцированным паракладием. Основание такого паракладия уплощено и в оси соцветия идет 14 пучков, в нижней части отходят три боковых цветка с брактеей. Затем паракладий разделяется на две равноправных веточки, каждая из которых имеет боковые цветки и заканчивается терминальным цветком. В терминальный цветок одной из веточек уходит 4 пучка, в другой – 6 пучков. При составлении таблиц для статистики веточки считались как отдельные паракладии.

Всего изучено анатомически 5 паракладиев из розетки.

На наш взгляд, анатомическое строение осей разных типов практически не различается. Вариации в строении такие же, как и на главной оси. Основные черты (снабжение паракладиев 3 пучками, обычно 1-пучковый след брактеи, большее число пучков, снабжающих ТЦ) сохраняются, поэтому в дальнейшем мы решили сосредоточиться на изучении особенностей васкулатуры только в пределах главной оси.

При сравнении снабжения терминального ($N=6$) и боковых цветков ($N=32$) на оси типа 2р с помощью критерия Mann-Whitney было выявлено, что терминальный цветок снабжается достоверно большим ($p=0,000044$) числом пучков, чем боковые (рис. 129).

Мутант $tfl1-11$

В оси соцветия идут 5-6 коллатеральных проводящих пучков, один из которых может быть флоэмным. Пучки расположены в один круг. Чуть ниже узла число проводящих пучков в оси соцветия увеличивается до 7-9 за счет деления пучков, расположенных по бокам от места отхождения будущего цветка, на два или на три пучка. В цветок с брактеей отходят 3 пучка из оси соцветия: 1 центральный пучок снабжает брактею и 2 пучка остаются в цветоножке (3 цветка). В цветок без брактеи отходят также три полноценных пучка из оси соцветия (4 цветка, рис. 130). В терминальный цветок уходит 4-5 проводящих пучков (2 цветка, рис. 132). В соцветии *tfl1-11* №9 были найдены инвертированные тычинки, входящие в состав ТЦ. Отметим, что точно судить о наличии инвертированных органов мы можем именно по анатомическим данным, так как на них однозначно видно, какому цветку принадлежит тот или иной орган.

На продольных срезах места отхождения бокового цветка без брактеи от главной оси соцветия не было обнаружено каких-либо морфологических изменений в тканях растения в месте присутствия криптоической брактеи (рис. 131, А).

Всего изучено анатомически 4 соцветия.

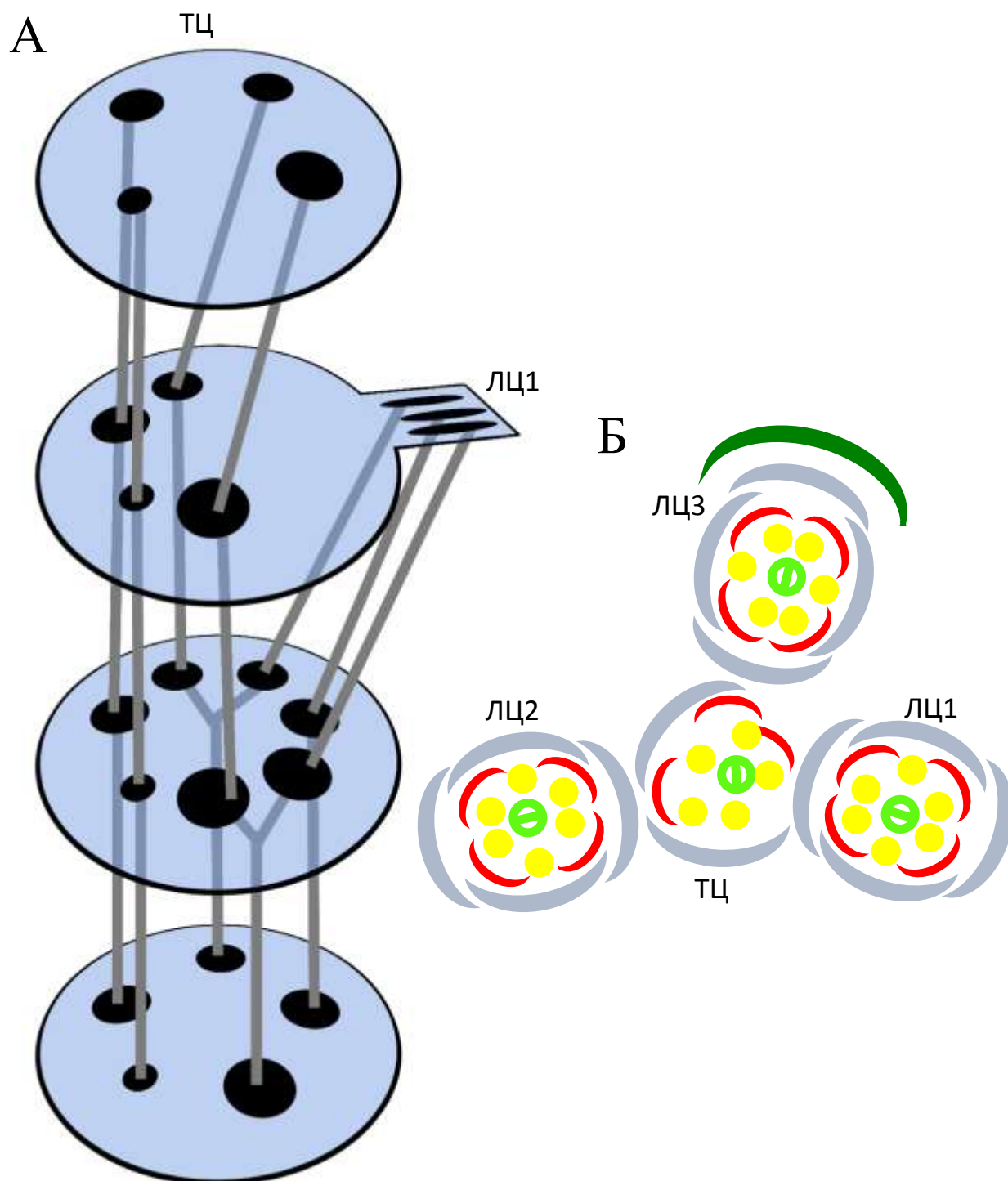


Рисунок 130. Васкулатура верхушки одного из соцветий мутанта *tf1-11 A. thaliana* (ось типа 1).

А – схема васкулатуры, ЛЦ1 без брактей снабжается 3 пучками из оси соцветия, ТЦ – 3 полноценными пучками и 1 флоэмным. Б – диаграмма верхушки данного соцветия. Условные обозначения: ТЦ – терминальный цветок, ЛЦ – латеральный цветок, маленький кружок черный – флоэмный пучок, на диаграмме: зеленый – брактя, серый – чашелистик, красный – лепесток, желтый – тычинки, салатовый – пестик, красный с желтым – «гибридный» орган между лепестком и тычинкой.

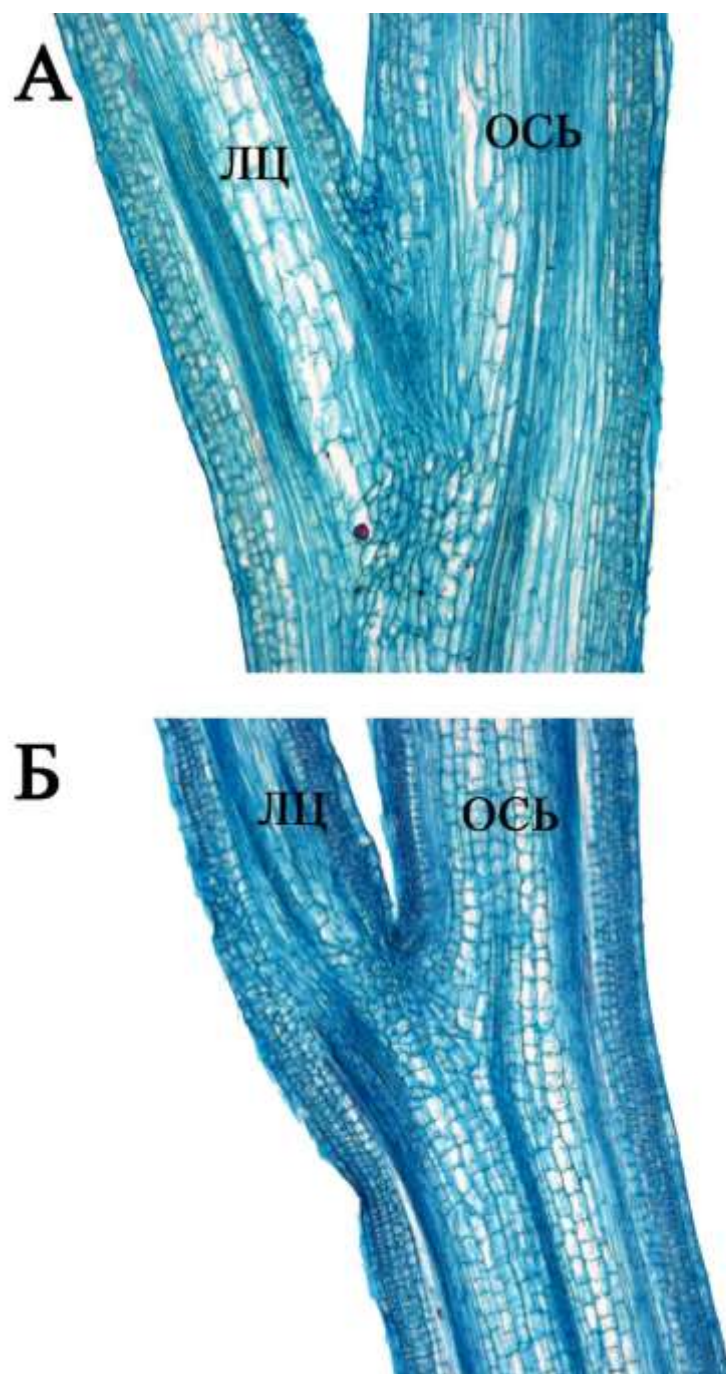


Рисунок 131. Продольные срезы в области отхождения бокового цветка от оси соцветия *A. thaliana* (ось типа 1).

А – мутанта *tfl1-11*. Б – мутант *tfl1-12*. Нет никаких морфологических и анатомических изменений в тканях растения в месте присутствия криптической брактей. Условные обозначения: ЛЦ – боковой цветок, ось – ось соцветия.

Мутант tfl1-13

В оси соцветия идут 4-6 расположенных в один круг коллатеральных проводящих пучков, один из которых может быть флоэмным. Подходя к узлу, число проводящих пучков в оси соцветия увеличивается до 6-8 за счет деления пучков, расположенных по бокам от места отхождения будущего цветка, на два. В боковой цветок с брактеей уходит 3 пучка из оси соцветия: 1 центральный пучок снабжает брактеей и 2 пучка остаются в цветоножке (1 цветок). В боковой цветок без брактей уходит 3 полноценных пучка (3 цветка, рис. 132) или 2 полноценных пучка и 1 флоэмный (1 цветок), при этом общее число пучков остается равное 3. В терминальный цветок уходит 4 пучка (2 цветка, рис. 132). В соцветии №9 ЛЦ2 после формирования цветоножки, в которой идут 4 пучка, на очень большом протяжении сохраняет связь в виде небольшой перемычки с осью соцветия и отделяется полностью от него лишь после отхождения ЛЦ1. Всего изучено анатомически 2 верхушки соцветий.

Мутант tfl1-14

В оси соцветия идут 4-5 расположенных в одном круге коллатеральных проводящих пучков, один из которых может быть флоэмным. Подходя к узлу, число проводящих пучков в оси соцветия увеличивается до 6/7 за счет деления пучков, расположенных по бокам от места отхождения будущего цветка, на два. В боковой цветок с брактеей уходит 3 пучка из оси соцветия (рис. 133): 1 центральный пучок снабжает брактеей и 2 пучка остаются в цветоножке (2 цветка). В боковой цветок без брактей уходит 3 полноценных пучка (1 цветок, рис. 133) или 2 полноценных пучка (1 цветок, рис. 133), при этом общее число пучков остается равным 3. В терминальный цветок уходит 5 пучков (1 цветок, рис. 133). В соцветии № 4 2 найдена флоэмная диагональная комиссура между двумя пучками оси соцветия. Всего изучено анатомически 2 верхушки соцветий.

Мутант tfl1-12

В междоузлии оси соцветия идет 4 пучка. При приближении к узлу два пучка в оси соцветия разделяются пополам и в итоге формируется 6 пучков, три из которых снабжают цветок без брактей (рис. 134). Один из трех оставшихся пучков в оси соцветия делится пополам, восстанавливая число пучков, равное 4. Между двумя пучками проходит флоэмная комиссура.

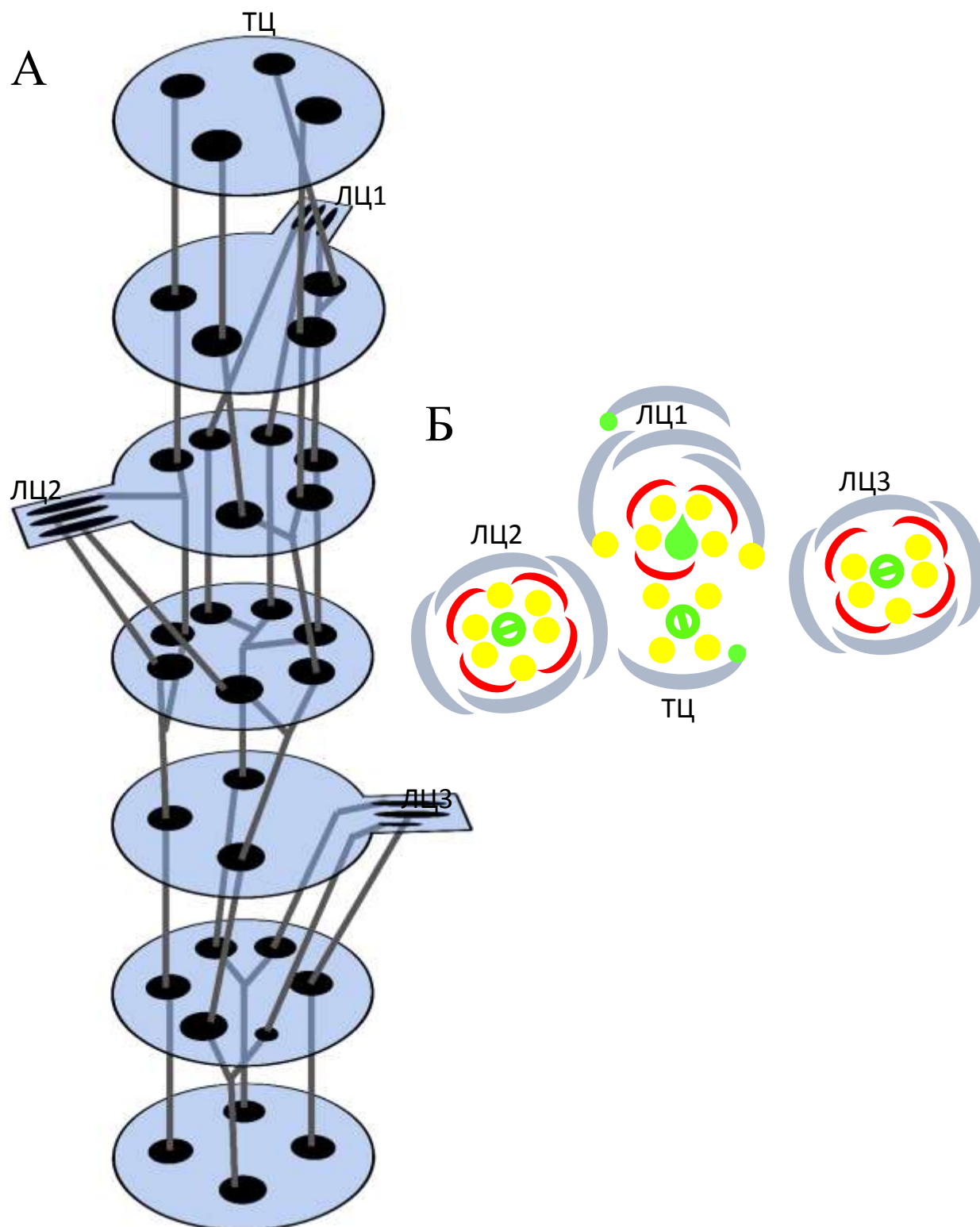


Рисунок 132. Васкулатура верхушки одного из соцветий мутанта *tfl1-13 A. thaliana* (ось типа 1).

А – схема васкулатуры, боковые цветки снабжаются 3 пучками, ТЦ – 4 пучками. Б – диаграмма верхушки данного соцветия. Условные обозначения: ТЦ – терминальный цветок, ЛЦ – латеральный цветок, маленький черный кружок – флоэмный пучок, на диаграмме: зеленый – брактя, серый – чашелистик, красный – лепесток, желтый – тычинки, салатовый – пестик, серый с зеленым – «гибридный» орган между чашелистиком и плодолистиком, серый с желтым – «гибридный» орган между чашелистиком и тычинкой.

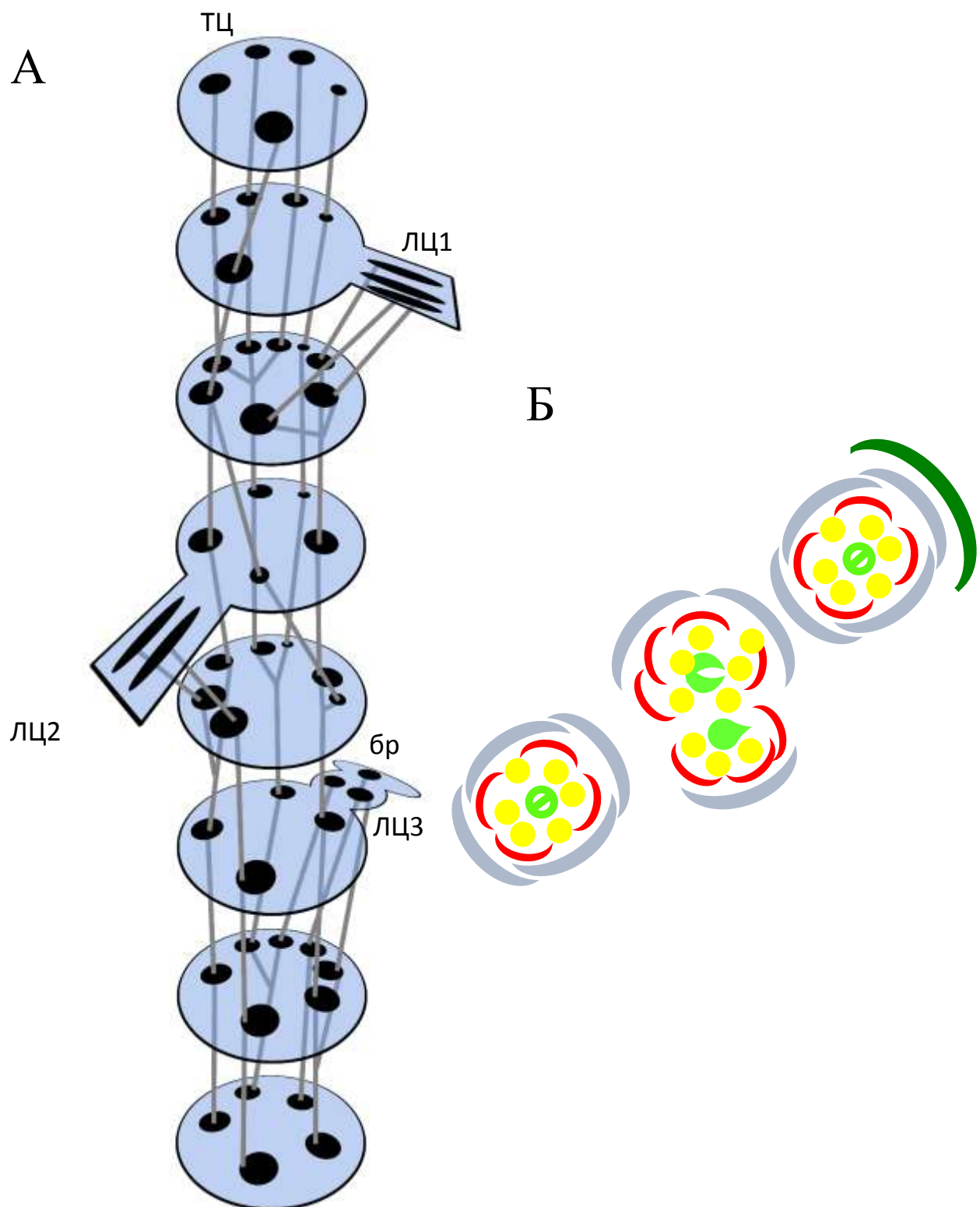


Рисунок 133. Васкулатура верхушки оси одного из соцветий мутанта *tf11-14 A. thaliana* (ось типа 1).

А – схема васкулатуры, комплекс брактя-цветок снабжается 3 проводящими пучками, ЛЦ2 – 2 пучками, ЛЦ1 – 3 пучками, ТЦ – 4 полноценными и 1 флоэмным. Б – диаграмма верхушки данного соцветия. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок, ТЦ – терминальный цветок, бр – брактя, маленький черный кружок – флоэмный пучок, на диаграмме: зеленый – брактя, серый – чашелистик, красный – лепесток, желтый – тычинки, салатовый – пестик, красный с желтым – «гибридный» орган между лепестком и тычинкой, салатовый с желтым – «гибридный» орган между плодолистиком и тычинкой.

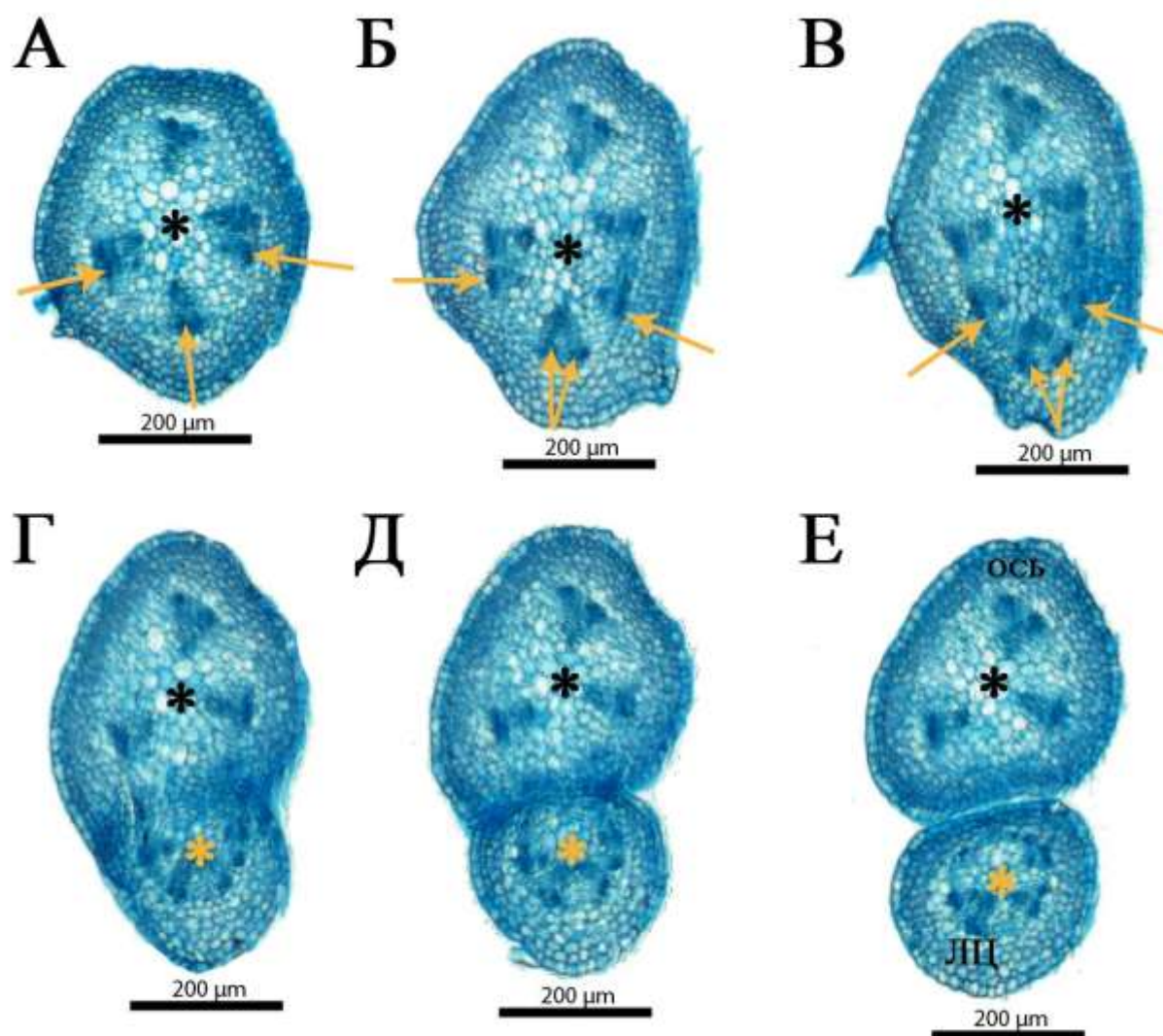


Рисунок 134. Отхождение пучков в боковой цветок без брактей у мутанта *tfl1-12 A. thaliana* (ось типа 2р) на фотографиях срезов.

А-Е – отхождение бокового цветка, который снабжают 3 пучка из оси соцветия. Условные обозначения: оранжевые стрелки показывают на пучки, снабжающие боковой цветок и их производные, оранжевая звезда обозначает центр цветоножки, черная звезда – центр оси главного соцветия.

При приближении к последнему узлу число пучков вновь увеличивается до 6, затем два пучка многократно делятся, формируя каждый две области из тесно сближенных пучков, в боковой цветок без брактей уходит 3 пучка из оси соцветия и еще 2 пучка отделяются от каждой из «областей», причем последние, отделяясь, сливаются между собой и таким образом завершают образование 4 пучков, идущих в цветоножке верхнего бокового цветка. В терминальном цветке остается 1 пучок и большая часть 2 областей из тесно сближенных пучков (в каждой области примерно 2-3 тесно сближенных пучка). От края «областей» отделяется по пучку, которые затем сливаются и также завершают формирование 4 пучков в цветоножке терминального цветка.

На продольных срезах (рис. 131, Б) места отхождения бокового цветка без брактей от главной оси соцветия не было обнаружено каких-либо морфологических изменений в тканях растения в месте присутствия криптоической брактей.

Всего изучено анатомически 2 соцветия.

Мутант tfl2-1

В оси соцветия идет 3-6 пучков. Подходя к узлу, число проводящих пучков в оси соцветия увеличивается за счет деления пучков, расположенных по бокам от места отхождения будущего цветка, на 2-3 пучка. Комплекс паракладий-лист снабжается 1 пучком (рис. 135), который делится и образует 1-3 пучка, уходящих в лист, и около 5 пучков, идущих в оси паракладия. В боковой цветок с брактеей (Локк и др., 2012; Lock et al., 2012b) уходит 2 пучка из оси соцветия (3 цветка), при этом в лист уходит от 1 до 2 пучков, в цветоножке идут 4 пучка. В одном цветке комплекс цветок-брактя снабжался 3 пучками, центральный пучок полностью уходил в лист, в то время как боковые делились пополам и два тоже снабжали брактеей (то есть 3-пучковый листовой след), а два оставались в цветке. В боковой цветок без брактей уходит 3 пучка из оси соцветия (7 цветков, рис. 136), 2 пучка (8 цветков), 1 полноценный пучок и 1 флоэмный (2 цветка), 1 пучок (11 цветков, рис. 137). В терминальный цветок уходит 1-5 пучков (9 цветков, рис. 136, рис. 137; Локк и др., 2012; Lock et al., 2012b). Всего изучено анатомически 9 соцветий.

На продольных срезах места отхождения бокового цветка без брактей от главной оси соцветия не было обнаружено никаких доказательств присутствия криптоической брактей и каких-либо морфологических изменений в тканях растения.

Всего изучено анатомически 10 соцветий.

При сравнении иннервации терминального (N=9) и боковых цветков (N=32) с помощью критерия Mann-Whitney достоверных различий установлено не было.

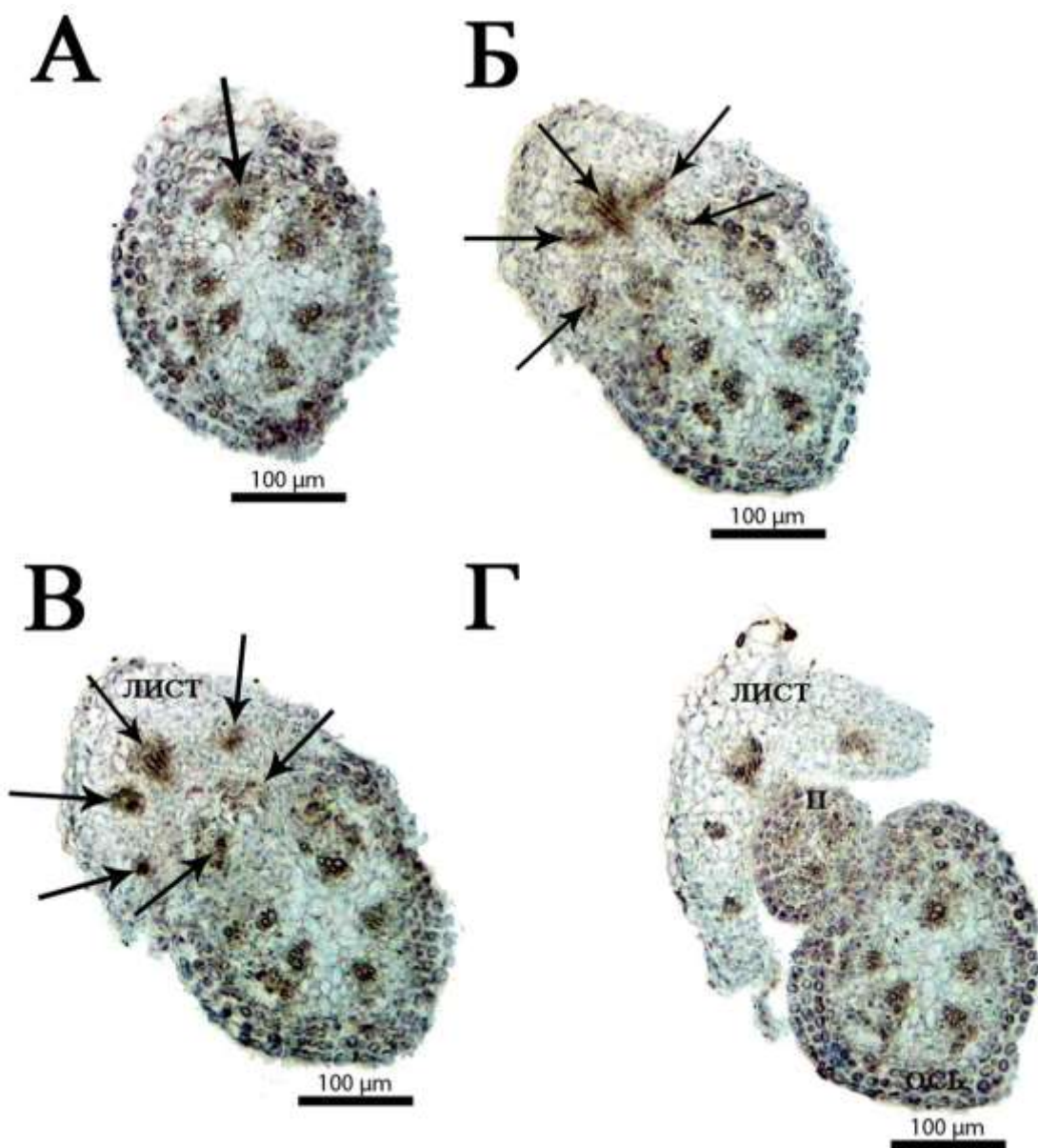


Рисунок 135. Отхождение пучков в стеблевой паракладий (оси типа 1) у мутанта *tfl2-1 A. thaliana* (ось типа 1).

А-Д – отхождение стеблевого паракладия. Комплекс лист-паракладий снабжается одним пучком из оси соцветия, который очень быстро делится, образуя пучки в оси соцветия паракладия и в листе. Условные обозначения: п – паракладий, стрелкой показан пучок, уходящий в комплекс лист-паракладий и его производные.

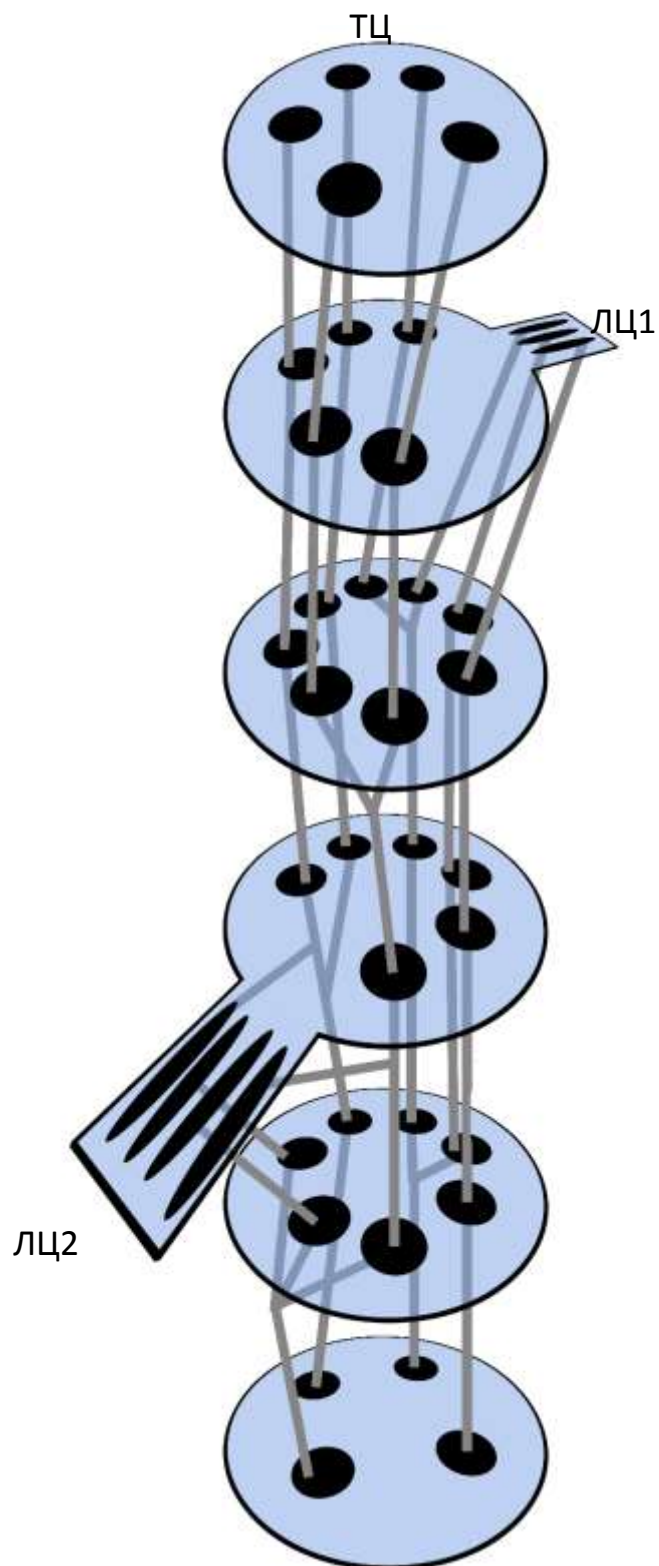


Рисунок 136. Схема васкулатуры верхушки соцветия мутанта *tf12-1* *A. thaliana* (ось типа 1).

Второй сверху латеральный цветок снабжается 4 пучками, верхний латеральный – 3 пучками, в терминальный – уходят 5 пучков. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок, ТЦ – терминальный цветок.

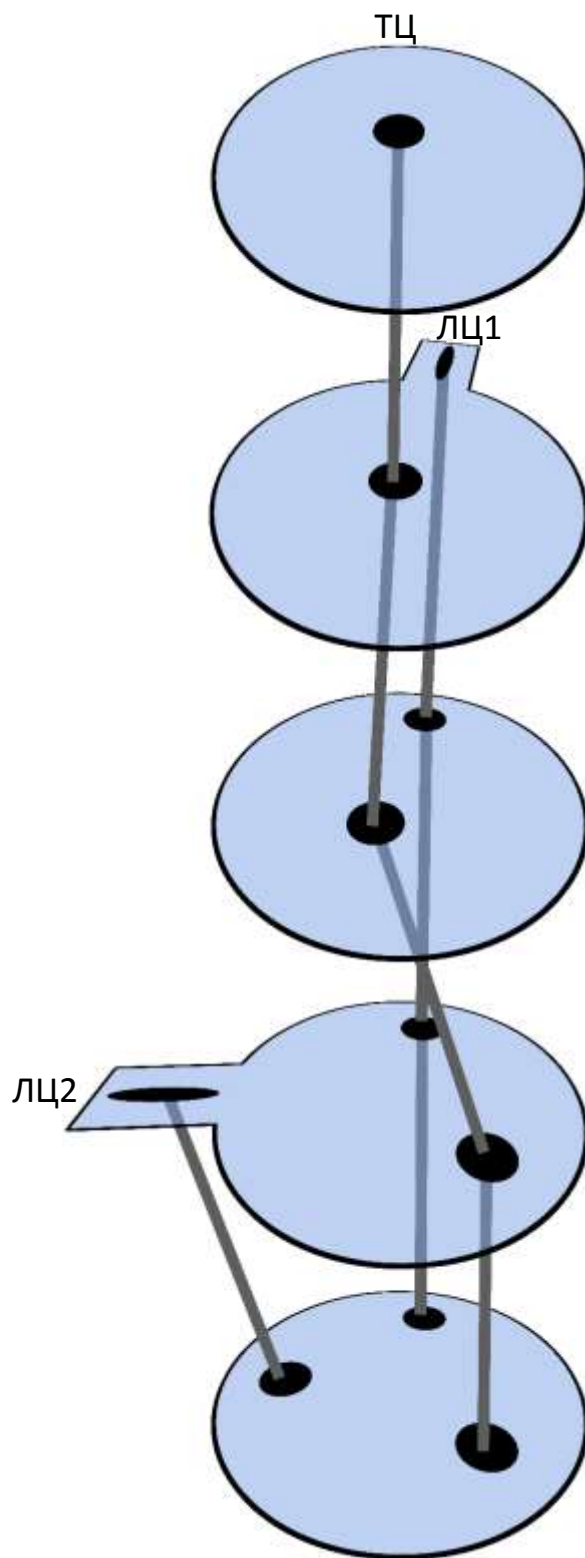


Рисунок 137. Схема васкулатуры верхушки соцветия мутанта *tfl2-1* *A. thaliana* (ось типа 1).

Два верхних боковых цветка и терминальный цветок снабжаются одним проводящим пучком. Условные обозначения: ЛЦ – латеральный цветок, ТЦ – терминальный цветок.

Глава 4. Обсуждение

Отсутствие каких-либо брактей в соцветиях *Triglochin* и *Ruppia* не дает возможности использовать один из основных критериев для разграничения терминального цветка от боковых – отсутствие у терминального цветка кроющего листа (например, Weberling, 1989; Prenner et al., 2009). В соцветиях рдестов нередко развиты терминальные структуры, окруженные несколькими брактями или не несущие брактей, интерпретация положения которых также проблематична из-за наличия случаев, когда брактеи не несут все элементы верхней мутовки (Sokoloff et al., 2006; Lock et al., 2009). Таким образом, даже наличие или отсутствие брактей у рдеста не может являться четким доказательством терминального или псевдотерминального положения структуры, образующейся на верхушке соцветия. Наряду с положением брактей, данные по морфогенезу и данные васкулярной анатомии важны для определения морфологического положения структур на верхушке соцветия. В частности, кажется естественным ожидать, что данные васкулярной анатомии могут помочь разграничить случаи терминального и псевдотерминального расположения цветков или цветкоподобных структур. Поэтому для выяснения природы терминальных цветкоподобных структур у *Alismatales* мы будем анализировать одновременно три критерия: внешнюю морфологию, морфогенез и васкулатуру соцветия. Эти же критерии нам помогут и в понимании строения терминального цветка у мутантов *tfl1* и *tfl2 Arabidopsis*.

Раздел 4.1. *Potamogetonaceae*

Вариации филлотаксиса. Для оси элементарного соцветия *Potamogeton* в большинстве случаев характерен мутовчатый филлотаксис (3-5 цветков в мутовке), редко спиральный, что согласуется с данными предыдущих исследователей (Цвелев, 1982; Tomlinson, 1982; Charlton, Posluszny, 1991). На нашем материале были впервые встречены случаи хаотического филлотаксиса (Lock et al., 2009). Согласно литературным данным, даже небольшие изменения в размере примордиев могут привести к изменению мутовчатого филлотаксиса на спиральный (Чуб, 2010). Исходя из этого, мы предполагаем, что появление хаотического филлотаксиса может быть связано с сильными вариациями в размере флоральных примордиев в пределах одного соцветия. Эту причинно-следственную связь можно предполагать и в обратном направлении: при наличии у *Potamogeton* хаотического филлотаксиса можно предполагать вариации в размерах флоральных примордиев, которые могли бы привести к изменению строения цветков, то есть большей частоте встречаемости аномальных структур в составе соцветия. Эта гипотеза пока не проверена количественно из-за очень небольшого числа обнаруженных колосьев с хаотическим филлотаксисом. Расположение цветков в мутовке немного на

разном уровне, возможно, связано с неравномерным удлинением оси соцветия между цветками одной мутовки уже после их заложения, так как на молодых соцветиях мутовки видны четче, чем на взрослых. Этот неравномерный рост может зависеть от положения колосьев в воде, тем более, что некоторые из них слегка изогнуты на верхушке. Однако это гипотеза не объясняет выявленные нами случаи наличия цветков, не относящихся ни к одной из мутовок.

Типичные соцветия. Морфология соцветий. Вариации в числе частей цветка у *Potamogeton* описаны ранее U. Posluszny, R. Sattler (1974b) и W.A. Charlton, U. Posluszny (1991). Аномалии, отмеченные чаще других – это двухчленные и трехчленные гинецеи, сочетающиеся с четырехчленным андроцеем и околоцветником; были также обнаружены некоторые случаи полностью трехчленных цветков. Также для *P. lucens* (Charlton, Posluszny, 1991) отмечено наличие от 4 до 6 плодолистиков в цветках с 4 листочками околоцветника. Затем в более поздней работе подробно описаны трубчатые или нитчатые структуры, обедненные цветки и полимерные структуры (Sokoloff et al., 2006). Наши данные, наряду с данными литературы, указывают на наличие значительной изменчивости структуры цветка *Potamogeton*. Цветки аномального строения, а также пары или целые группы конгенитально сросшихся цветков отмечены как в нижней и средней части соцветия, так и на его верхушке, хотя в верхней части соцветия они встречаются чаще. Отметим, что аномальные соцветия были встречены во всех изученных нами популяциях.

Наличие у *S. pectinata* трубчатой лопастной структуры на верхушке соцветия и хорошо развитых брактеев, до этого не описанных в литературе, может являться систематическим признаком для этого вида. Данная структура на верхушке, скорее всего, произошла при срастании брактеев, в пазухах которых нет цветков. Данные по морфогенезу не противоречат этому предположению, так как она закладывается самой последней (а все цветки на соцветии закладываются акропетально) и несколькими примордиями, затем их общее основание удлиняется (позднее конгенитальное срастание) и образуется единая лопастная структура. Доказательством ее брактеозного происхождения является также и то, что несмотря на ее заметные размеры, она, как и достаточно широкие брактеев *S. pectinata*, неваскуляризована.

Еще одной отличительной чертой *S. pectinata* от изученных видов рода *Potamogeton* является различие в ритмике цветения. У *Potamogeton* в пазухах 1-2 почти супротивно сближенных листьев, расположенных непосредственно под соцветием, находятся соцветия следующего порядка (наши данные и данные других исследователей, например, Цвелев, 1982; Мавродиев, Соколов, 1998). После отцветания соцветия на главной оси, ножка соцветия начинает интеркалярно расти, вынося колос 2 порядка над

поверхностью воды. У *S. pectinata* в пазухах листьев развиты вегетативные почки, из которых после отцветания главного соцветия образуются побеги второго порядка с несколькими листьями и лишь потом их верхушки терминируются соцветием. При описании сезонного развития *S. pectinata* (Лапиров, 1995) вышеописанных данных по ритмике цветения не приводится, однако на рисунке общего вида в работе R.S. Rodrigues, В.Е. Irgang (2001) хорошо видны удлинённые побеги, образующиеся в пазухах приближенных к соцветию листьев.

Морфогенез соцветий и цветков. В литературе было описано два типа морфогенеза для *Potamogeton* s.l. по заложению латеральной тычинки двумя примордиями у *P. crispus* и *G. densa* (Hegelmaier, 1870; Posluszny, Sattler, 1973) или одним примордием у других изученных видов (Posluszny, Sattler, 1974b; Charlton, Posluszny, 1991; Sun et al., 2000; Nunes et al., 2012; Remizowa et al., 2013a). По полученным нами морфогенетическим данным, латеральные тычинки могут закладываться одним или двумя примордиями у разных цветков в пределах одного и того же соцветия. По мнению автора, феномен заложения тычинки у Potamogetonaceae то одним, то двумя примордиями можно объяснить тем, что тычинка закладывается одним продолговатым примордием, который начинает формироваться с боков (где больше пространства для начала развития) к центру (который располагается непосредственно под формирующимся примордием листочка околоцветника). Таким образом, на наш взгляд, выделение двух типов морфогенеза по заложению латеральных тычинок несостоятельно, и для всех изученных видов *Potamogeton* s.l. морфогенез андроеца одинаковый.

Васкулатура соцветий. Важный момент в проводящей системе соцветия у рдестов – это случаи радиального деления пучков при иннервации цветков верхней мутовки соцветия. Наличие тангентального, а не радиального ветвления проводящих пучков в стеле стебля – весьма консервативная особенность подавляющего большинства современных семенных растений. Радиальное ответвление листовых следов от меристел было характерно для некоторых вымерших древнейших голосеменных и праголосеменных растений, стелу которых обозначают как полистелу (Тимонин, 2006). Эволюционный переход от полистелы к эустеле сопровождался переходом от радиального ветвления пучков в стебле к тангентальному (Тимонин, 2006). У многих покрытосеменных растений, включая представителей порядка Alismatales, отсутствие радиального ветвления пучков в стебле, в том числе – в оси соцветия, сочетается с его наличием в цветках (Remizowa et al., 2010b, 2011). Радиальное ветвление (или слияние) проводящих пучков вообще широко встречается в цветках различных покрытосеменных (например, Нуралиев, Соколов, 2014). Появление радиального ветвления пучков только в

верхней части соцветия у изученных представителей рода рдест можно интерпретировать как черту сходства с характером проводящей системы цветка.

Васкулатура оси соцветия *Groenlandia densa* очень сходна с васкулатурой *P. crispus* и в обоих случаях мы наблюдаем «сидячие» по васкулатуре цветки. Диаметр оси соцветий у обоих видов меньше, чем у многоцветковых рдестов, из-за этого могут возникать сложности в расхождении пучков в пространстве оси соцветия, приводящие к отсутствию отдельного проводящий пучка, снабжающего боковой цветков. В пользу этой гипотезы выступают данные по различиям васкулатуры у небольших соцветий с 3 цветками *P. crispus* и более крупных соцветий с 6-9 цветками того же вида. У *P. berchtoldii* васкулатура в общих чертах похожа на таковую у *P. crispus*, но еще более редуцирована, так как в основании соцветия идут только два пучка. Такое строение васкулатуры, возможно, связано с тем, что *P. berchtoldii* имеет диаметр соцветия еще меньший, чем у описанных выше рдестов.

Самый редуцированный вариант проводящей системы в семействе *Potamogetonaceae*, представленный лишь одним концентрическим проводящим пучком, мы наблюдаем у *S. pectinata*.

Нетипичные соцветия. Морфология соцветий. У *Potamogeton* спектры необычных структур, расположенных терминально, и структур, найденных в составе верхних, а иногда средних и нижних мутовок, практически идентичны (Lock et al., 2009). Видимо, они отражают варьирование размера участка меристемы, из которого они образуются: апекса соцветия, который переходит к формированию терминальной структуры в первом случае и флоральной меристемы – во втором. При очень небольшом объеме меристемы мы наблюдаем сильно обедненные структуры, такие как единственный листочек околоцветника или трубчатые и нитчатые структуры. Появление сложных полимерных структур на верхушке соцветия и последующая редукция всего соцветия до единой полимерной, а затем и олигомерной цветкоподобной структуры, не отличимой от «истинного» цветка, может рассматриваться как один из путей перехода от открытого соцветия к закрытому (Sokoloff et al., 2006). Семейство Zannichelliaceae, которое по молекулярным данным (APG III, 2009; Les, Tippery, 2013) включают в *Potamogetonaceae*, имеет уже закрытое соцветие. Терминальные цветки заннихеллиевых могли бы образоваться из терминальных структур, подобных терминальным структурам в соцветиях рдестов (Sokoloff et al., 2006). Может быть также высказана гипотеза, что цветки Zannichelliaceae – на самом деле псевдотерминальные. Полученные нами данные по васкулярной анатомии и развитию терминальных структур у *Potamogeton* говорят о наличии настоящих терминальных структур, что подтверждает первую гипотезу.

Морфогенез соцветий и цветков. Терминальные структуры у *Potamogeton* и *S. pectinata* закладывается последними в ходе единой акропетальной волны морфогенеза соцветия. После заложения процессы морфогенеза терминальных структур этих растений проходят либо синхронно с развитием цветков верхней мутовки, либо с небольшой задержкой по отношению к цветкам верхней мутовки. Цветкоподобные терминальные структуры формируют бутон, листочки околоцветника плотно закрывают репродуктивные органы (рис. 10, Б). Согласно обобщениям по покрытосеменным растениям в целом, терминальные цветки в закрытых соцветиях опережают в своем развитии верхние боковые цветки (например, Bull-Hereñu, Claßen-Bockhoff, 2013). Так как в нашем случае мы не наблюдаем опережения развития терминальных структур, это лишь подтверждает наше предположение, что они возникают в результате конгенитального срастания боковых цветков.

Васкулатура соцветий. Из полученных анатомических данных по двум видам рдеста видно, что существуют терминальные структуры, иннервация которых сходна с иннервацией терминальных структур у *Triglochin*. В боковые цветки отходит по одному пучку, а в терминальную структуру – три у *P. natans* или четыре пучка *P. lucens*. Однако отметим, что иногда в терминальную структуру может уходить меньшее число пучков, чем шло в оси соцветия (два вместо трех у *P. natans* и три вместо четырех у *P. lucens*). Также встречен случай, когда трубчатая структура по морфологическим данным (по положению в центре на оси соцветия между тремя цветками верхней мутовки и по большому числу окружающих ее брактеей, равному пяти) занимает терминальное положение (рис. 10, Б; рис. 12, Б), но в эту трубчатую структуру трубочку входит лишь один пучок из трех, оставшихся после верхней мутовки боковых цветков (два слепо заканчиваются в оси соцветия). Теория не предсказывает возможности существования пучков, слепо заканчивающихся в акропетальном направлении в осевых органах. Все пучки должны базипетально развиваться от каких-то органов - источников потоков ауксина (Berleth, Mattsson, 2000; Berleth et al. 2000; Aloni, 2004; Чуб, 2009). Таким образом, наличие слепо оканчивающихся пучков можно объяснить тем, что вместо нескольких элементов в верхней мутовке развился только один в виде трубочки, остальные же остановились на очень ранней стадии морфогенеза и не заметны в сформированном соцветии. По числу проводящих пучков элементов в этой недоразвившейся мутовке должно быть три, но число брактеей с этим не согласуется, то есть, возможно, развитие двух оставшихся цветков остановилось на еще более ранней стадии и их васкулатура не сформировалась. Данный пример иллюстрирует, что анатомические данные помогают нам выявить и отграничить случаи псевдотерминальных

цветков, и поэтому при определении терминального или латерального положения структур необходимо использовать несколько критериев одновременно.

Краткий итог. У *Potamogeton* и *Stuckenia* на верхушке соцветия образуются терминальные цветкоподобные структуры вследствие конгенитального срастания боковых цветков с потерей их индивидуальности. Такие структуры отличаются по васкулатуре снабжением большим числом пучков (черта, характерная для терминальных цветков), однако отсутствие опережения развития относительно боковых цветков и наличие непрерывного полного морфологического ряда от полимерных структур до сильно обедненных говорят об их особой природе.

Раздел 4.2. *Ruppia*

Типичные соцветия. Морфология соцветий. Число плодолистиков варьирует у *Ruppia* в достаточно широких пределах. По данным В.Р. Kaul (1993), изучившего количественно варьирование числа органов у канадских растений *R. maritima* и *R. occidentalis*, 72% изученных им цветков *R. maritima* имели 4 плодолистика, остальные – 3 плодолистика. По нашим данным по всем проанализированным популяциям 4 плодолистика имели 51,8% цветков, 5 плодолистиков – 24,6% цветков, 6 плодолистиков – 21,2% цветков, 7 плодолистиков – 2,2% цветков и 9 плодолистиков – 0,2% цветков. Число плодолистиков, равное восьми тоже было зарегистрировано, но в статистику не попало, так как было выявлено при диаграммировании материала перед сеансом на сканирующем микроскопе. Таким образом, разброс в числе плодолистиков в цветках на нашем материале – от 4 до 9. Это сильно отличается от данных В.Р. Kaul (1993). В материале *R. maritima*, изученном В.Р. Kaul (1993), в 80% случаев оба цветка имели одинаковое число плодолистиков: из них в 78% соцветий каждый цветок имел 4 плодолистика и в 22% – 3 плодолистика. В 20% от общего числа изученных соцветий один цветок имел 4 плодолистика, а другой – 3. При этом цветок с 4 плодолистами располагался выше цветка с 3 плодолистами (Kaul, 1993). По полученным нами результатам 65% изученных соцветий (суммарные данные по всем популяциям) имело одинаковое число плодолистиков в двух цветках, однако вариабельность числа плодолистиков в цветках в разных популяциях различна. По данным В.Р. Kaul (1993), внутри соцветия разница между числом плодолистиков в двух цветках не превышала 1 плодолистика у вида *R. maritima* и 2 плодолистиков у вида *R. occidentalis* (Kaul, 1993). В нашем материале различия в числе плодолистиков в цветках одного соцветия может составлять до 3 плодолистиков, хотя чаще встречается разница именно в один плодолистик.

У *R. cirrhosa* по нашим данным по всем проанализированным популяциям 4 плодолистика имели 52,8% цветков, 5 плодолистиков – 6,5% цветков, 6 плодолистиков –

10,0% цветков, 7 плодолистиков – 6,5% цветков, 8 плодолистика – 8,0%, 9 плодолистиков – 8,5%, 10 плодолистиков – 2,5%, 11 плодолистиков – 0,5% цветков. Таким образом, разброс в числе плодолистиков в цветках на нашем материале – от 4 до 11. Согласно полученным нами результатам по *R. cirrhosa* в двух популяциях число соцветий с одинаковым числом плодолистиков в двух цветках сильно отличалось: 7,1% в популяции «Хайфа» и 91,4% в популяции «Маньч». Таким образом, в популяции «Хайфа», где наблюдалось наибольшее разнообразие необычных соцветий, мы наблюдаем разное число плодолистиков в двух цветках одного соцветия. Разброс числа этих плодолистиков достаточно высок (от 4 до 11), различия в числе плодолистиков в цветках одного соцветия может составлять до 6 плодолистиков, хотя чаще встречается разница именно в 2-3 плодолистика. В популяции «Маньч» было найдено единственное аномальное соцветие, и число плодолистиков почти у всех соцветий в двух цветках одинаковое. Большая часть просмотренных соцветий отвечает типичной для этого рода схеме строения соцветия и содержит четыре плодолистика.

В.Р. Kaul (1993), изучая два вида рода *Ruppia* (в том числе *R. maritima*), не встретил вариабельности в числе тычинок и их положении, константность этих признаков не зависела от числа и положения плодолистиков. Однако небольшую вариабельность в андроеце наблюдали позже U. Posluszny и R. Sattler (1974): в одном из изученных цветков они наблюдали абортивную теку тычинки, а в другом цветке тычиночная нить имела, по-видимому, раздвоенный вырост связника. По нашим данным, как и по данным D.D. Sokoloff et al. (2006), достаточно большая вариабельность в числе и строении тычинок *R. maritima* обусловлена степенью срастания цветков друг с другом.

Различия наших данных с данными В.Р. Kaul и между разными популяциями одного вида говорят о том, что в зависимости от популяции может в разной степени варьировать структура цветка, что, возможно, объясняется генетической вариабельностью растений. В состав *R. maritima* входят диплоиды, тетраплоиды и полиплоиды, а в состав *R. cirrhosa* – аллотетраплоиды и тетраплоиды (Ito et al., 2010) и изученные популяции может быть представлены особями с разным набором хромосом.

Морфогенез соцветий и цветков. Данные, полученные по морфогенезу соцветий *R. maritima* со свободными цветками, согласуются с данными, полученными В.Р. Kaul (1993). При изучении морфогенеза было отмечено, что чешуйки на тычинках у двух видов различаются по форме и размерам: у *R. maritima* они меньше и имеют почти округлую форму, что не соответствует данным Posluszny a. Sattler (1974a), согласно которым чешуйка имеет уплощенную форму; у *R. cirrhosa* она больше и обычно имеет уплощенную, чуть заостренную форму. Такое различие в их строении у двух видов можно

объяснить разницей в размере цветков. Наши данные подтверждают (и впервые показывают для *R. cirrhosa*), что в ходе морфогенеза чешуйка у *Ruppia* закладывается позже тычинок. Это свидетельствует в пользу гипотезы (Posluszny, Sattler 1974; Тахтаджян, 1987), что чешуйка является выростом связника, а не листочком околоцветника, так как в противном случае она должна была бы закладываться первой.

Васкулатура соцветий. Васкулатура соцветий *R. maritima* совпадает с описанием в работах N.W. Uhl (1947) и V. Singh (1965), Васкулатура *R. cirrhosa* такая же как у *R. maritima*.

Нетипичные соцветия. Морфология соцветий. B.R. Kaul (1993) ни разу не наблюдал случаев сростания двух цветков в соцветии *Ruppia*. Насколько нам известно, сростание цветков у *R. maritima* было ранее описано только в работе D.D. Sokoloff et al. (2006). Возможно, эта особенность наблюдается только в некоторых популяциях руппии. В пользу такого предположения говорят установленные нами резкие различия в частотах встречаемости соцветий со сросшимися цветками в разных популяциях руппии у двух видов: *R. maritima* и *R. cirrhosa* (Локк и др. 2011; Локк, 2012). Требуются дальнейшие исследования для установления причин выявленных нами межпопуляционных различий (генетическая разнородность популяций, разные экологические условия и т.д.). Существует также возможность, что некоторые исследователи систематически исключали из рассмотрения варианты со сросшимися цветками как «аномальные».

Мы впервые отметили необычную особенность латеральных тычинок в соцветиях *R. maritima* со сросшимися цветками. Если латеральные тычинки имеют чешуйку на связнике, то эта чешуйка расположена на внутренней стороне тычинки, то есть обращена к гинецею (Локк и др., 2009, 2011; Remizowa et al., 2010c). В типичных тычинках руппии придаток связника находится с наружной стороны (например, Posluszny, Sattler, 1974a; Kaul, 1993). Это позволяет говорить о своеобразной «инвертированности» латеральных тычинок. Данное наблюдение представляет, на наш взгляд, большой интерес, поскольку хорошо документированные случаи изменения полярности органов цветка крайне редки у покрытосеменных растений (Локк и др., 2011). Изучение этого вопроса отчасти осложняется тем, что в большинстве случаев тычинки покрытосеменных растений не имеют надежных морфологических маркеров их наружной и внутренней стороны (каковым в случае руппии является придаток связника). Одним из маркеров тычинок можно предложить вскрывание пыльников: по направлению к центру цветка (интрорзные) и по направлению наружу (экстрорзные), однако эволюционный переход от одного типа вскрывания пыльников к другому не требует изменения их морфологической полярности, он вполне может быть постепенным и осуществляться через промежуточный вариант –

латеральные пыльники. Что касается плодолистиков, то в большинстве случаев они имеют надежный маркер полярности – брюшной шов, который чаще всего направлен к центру цветка. Исключение составляют растения, у которых цветоложе имеет складчатое строение (немногие представители порядка Pandanales из однодольных растений и *Tupidanthus calyptratus* из семейства Araliaceae – Ambrose et al., 2006; Sokoloff et al., 2007; Rudall, 2008). Складчатость цветоложа приводит, формально говоря, к «развороту» плодолистиков на угол до 90 градусов. Однако в обоеполых складчатых цветках *Tupidanthus* относительная ориентация плодолистиков и расположенных рядом с ними тычинок – такая же, как в типичных цветках. *Lacandonia* (Triuridaceae, Pandanales) широко известна как пример покрытосеменного растения с инвертированным положением плодолистиков и тычинок. Важно, что у *Lacandonia* полярность плодолистиков инвертирована на 180 градусов по отношению к их ориентации у родственных форм, и поэтому ориентация плодолистиков по отношению к тычинкам приближается к таковой у прочих покрытосеменных растений (Ambrose et al., 2006; Rudall, 2008). Таким образом, наш пример с *Ruppia* – чуть ли не единственный документально зафиксированный случай инверсии *относительной* ориентации тычинок и плодолистиков у покрытосеменных растений. Отметим, что трансверзальные тычинки в терминальных цветкоподобных структурах *Ruppia* не вполне гомологичными обычным тычинкам. Скорее их следует рассматривать как сросшиеся попарно теки (т.е. половины) двух разных тычинок (Локк и др., 2011).

Возможное объяснение наших наблюдений состоит в том, что традиционная интерпретация чешуйки как структуры, расположенной на абаксиальной стороне тычинки, не вполне корректна. В цветках типичного строения чешуйка прикрепляется недалеко от морфологической верхушки тычинки, причем точное положение этой морфологической верхушки определить непросто. В работе D.D. Sokoloff et al. (2006) авторы предлагают следующий морфологический ряд как возможный сценарий образования инвертированных тычинок: при срастании двух цветков (рис. 138, А) «общая» тычинка «разделилась» на две части, располагающиеся трансверзально, плодолистики двух цветков составляют единую группу, но обращены к различным центрам своих цветков. Нами предположен другой морфологический ряд данных преобразований (Локк и др., 2009, 2011; рис. 138, Б), тычинки в латеральном положении у сросшихся цветков можно принимать за сместившиеся из медианного в латеральное положение и уменьшившиеся в размере.

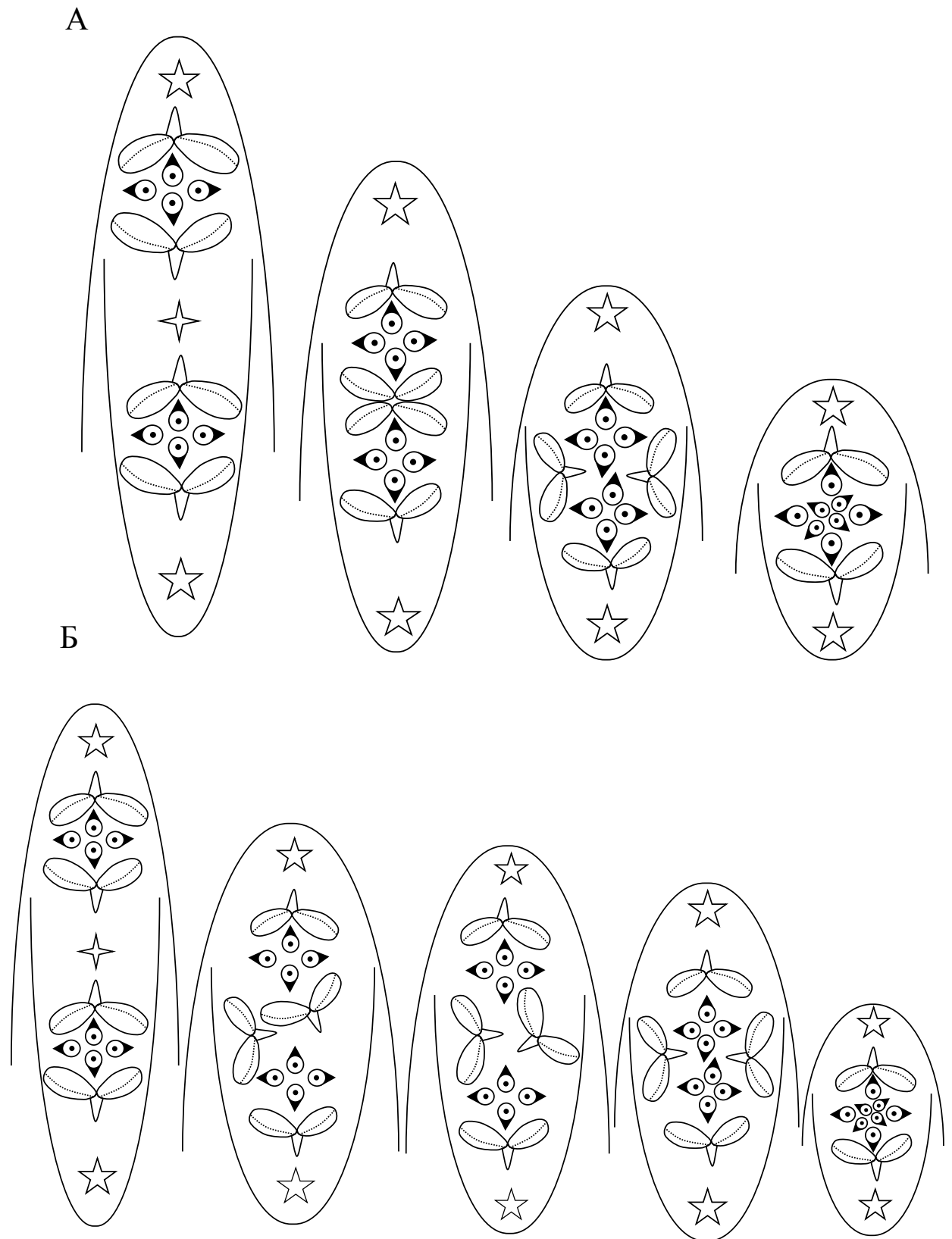


Рисунок 138. Диаграммы, показывающие различную степень срастания цветков в соцветии *R. maritima* L.

А – гипотеза 1, объясняющая наличие латеральных тычинок. Б – гипотеза 2, объясняющая наличие латеральных тычинок. Условные обозначения: пятиконечной звездой обозначены боковой цветок, четырехконечной звездой обозначена ось соцветия, полувалами – листья, предшествующие соцветию.

Среди изученных нами соцветий есть такие, где верхний цветок имеет две обычные тычинки, в то время как нижний цветок имеет одну нормальную нижнюю тычинку и верхнюю тычинку, смещенную в латеральное положение. Поскольку морфологические ряды, изображенные на рис. 138, не интерпретируются нами как эволюционные, а представляют собой попытки упорядочить внутривидовую изменчивость, их не следует противопоставлять, наоборот, они дополняют друг друга (Локк и др., 2011).

Хотя при срастании цветков у *R. maritima* мы наблюдаем образование латеральных тычинок с чешуйкой на внутренней стороне, ни в одном из соцветий *R. cirrhosa* такие латеральные тычинки найдены не были (Локк, 2012). Еще одна особенность, связанная с чешуйками, заключается в том, что у *R. maritima* не было обнаружено ни одного случая, где у одной теки сросшейся тычинки было бы две чешуйки, в то время как у *R. cirrhosa* такие случаи нередки (Локк, 2012). Похожие отличия найдены со связниками. Нами не было отмечено ни одного соцветия, где к текам сросшейся тычинки подходили бы два связника, хотя Posluszny a. Sattler (1974a) описывают у *R. maritima* один случай с раздвоенным связником. У *R. cirrhosa* встречаются соцветия, в которых к текам сросшихся тычинок подходит по два, очень редко три связника. Обнаружен и случай раздвоенного связника. В таких случаях у *R. cirrhosa* к текам подходит число пучков, равное числу связников, так как в каждый связник входит один пучок. Таким образом, хотя мы и видим наличие сходных необычных структур у двух видов руппии, но закономерности их образования различаются (Lock et al., 2011; Локк, 2012). По степени срастания цветков в соцветии *R. maritima* можно построить следующий морфологический ряд: (1) два отдельных цветка, (2) два цветка с одной общей тычинкой, с большим числом гнезд, чем в нормальной тычинке; (3) два сросшихся цветка, у которых «общая» тычинка, по одной из интерпретаций (Sokoloff et al., 2006), «разделилась» на две части, располагающиеся латерально, плодолистики двух цветков составляют единую группу, но еще обращены к различным центрам своих цветков; (4) полностью сросшиеся цветки с двумя тычинками и плодолистиками, обращенными к единому центру. Д.Д. Соколов с соавторами (Sokoloff et al., 2006), основываясь на данном морфологическом ряде, обсуждают гипотезу (рис. 138, А), что в случае полного срастания двух цветков и редукции частей такой полимерной структуры можно предположить возникновение в ходе эволюции терминального цветка, который мы уже можем наблюдать в соцветии у близкого по молекулярным данным к семейству Ruppiaceae семейства Сумодосеаеae. На анатомическом уровне у *R. maritima* мы видим, что уже при любой степени срастания тек соседних тычинок васкулатура становится такой, как у

одного единственного цветка, что также не противоречит гипотезе, высказанной D.D. Sokoloff et al. (2006).

В соцветиях *R. cirrhosa* была обнаружена большая вариабельность в числе и строении тычинок, по-видимому, связанная, так же, как и в предыдущем случае, со срастанием цветков (в данном случае его, возможно, лучше называть недоразделением). Однако, в отличие от *R. maritima*, у которой (если начинать морфологический ряд от типичного строения соцветия) есть тенденция к редукции числа цветков и образованию терминального цветка, у *R. cirrhosa* есть тенденция к образованию третьего цветка на оси соцветия (Lock et al., 2011; Локк, 2012). Аномальные соцветия, найденные у *R. cirrhosa*, можно выстроить в следующий морфологический ряд: (1) два свободных цветка; (2) два свободных цветка, но у верхнего цветка верхняя и нижняя медианные тычинки имеют общую теку; (3) два цветка, но в верхней тычинке второго снизу цветка тек больше, чем две; два цветка, но в верхнем цветке уже есть две группы плодолистиков, при этом у верхней тычинки теки две или более; (4) три цветка, верхний и средний с разной степенью срастания между ними; (5) три свободных цветка (Локк, 2012).

Оба построенных морфологических ряда руппий можно «читать» в обе стороны. Таким образом, тенденции у двух видов могут быть действительно разными, или же есть одна общая тенденция редукция числа цветков в соцветии (при этом морфологический ряд *R. cirrhosa* надо «читать» в обратном порядке, начиная с трехцветкового соцветия). Последнее предположение укладывается в гипотезу, высказанную D.D. Sokoloff et al. (2006).

Морфогенез соцветий и цветков. Изучение морфогенеза соцветий *Ruppia* подтвердило том факт, что срастание цветков, которое иногда наблюдается у этого растения, носит конгенитальный характер. Порядок развития цветков не меняется: так как цветки закладываются акропетально, то нижние цветки немного опережают верхние по развитию. По нашим данным, соцветий *Ruppia* со сросшимися цветками было гораздо больше в популяциях, где среднее число плодолистиков в свободных цветках было большим. Большее среднее число плодолистиков косвенно говорит о большем среднем размере флоральных примордиев. Можно выдвинуть гипотезу, что увеличение объема флоральной меристемы служит предпосылкой к формированию терминальных структур, развивающихся из объединенных зачатков боковых цветков у *Ruppia*. В процессе морфогенеза конгенитальное срастание цветков выражается в формировании вместо обособленных примордиев двух цветков двух в той или иной степени объединенных зачатков (Локк и др., 2011; Локк, 2012).

Сильно отличаются чешуйки у латеральных тычинок терминальных структур *R. maritima*, так как они хотя и округлой формы, но при этом состоят из очень небольшого числа клеток, в отличие от чешуек у медианных тычинок.

Васкулатура соцветий. Из анатомических данных по *Ruppia* следует, что при наличии срастания между цветками такая объединенная структура вполне может быть интерпретирована как терминальная (Локк и др., 2009). Однако если соцветие обладает двумя или тремя свободными цветками, то их положение явно латеральное.

Краткий итог. В соцветиях *Ruppia* периодически происходит конгенитальное срастание боковых цветков с потерей их индивидуальности и образованием терминальной полимерной цветкоподобной структуры. В ходе срастания цветков у *R. maritima* периодически происходит образование инвертированных латеральных тычинок. Заложение терминальных структур акропетально и отсутствие опережения развития относительно боковых цветков говорит о таковой ее природе.

Раздел 4.3. *Triglochin maritima*

Морфология соцветий. В состав терминальных структур *T. maritima* время от времени входят необычные органы, такие как тычинки с большим числом микроспорангиев, недоразвитые тычинки, нитчатые и трубчатые структуры, а также иногда химерные органы, как и у мутантов *tfl1*, *tfl2 Arabidopsis* (по нашим данным и данным Shannon, Meeks-Wagner, 1991, Alvarez et al., 1992). Число органов в терминальной структуре может быть как большим, так и меньшим, чем в нормальном цветке. Терминальные структуры *T. maritima* сходны с описанием W.S. Worsdell (1905) фасцированных растений *Campanula medium* с четырьмя цветками на верхушке соцветия, которые все срослись в единую структуру с 20 плодolistиками (пример линейной фасциации), и описаниями О.Е. White (1948) фасцированных верхушек соцветий, представленных «срастанием» двух или нескольких в равной степени терминальных цветоножек (пример билатеральной или многолучевой фасциации). О.Е. White (1948) отмечал, что разные типы фасциаций могут встречаться у одного и того же вида, что мы и наблюдаем у *T. maritima*.

Морфогенез соцветий и цветков. Цветки на соцветии закладываются в акропетальном порядке, однако терминальный цветок/структура обгоняют в развитии несколько верхних боковых цветков. То, что опережение в развитии свойственно и двум-трем тесно сближенным цветкам на верхушке, свидетельствует о наличии фасциации в самой верхней части соцветия, которая в крайнем своем проявлении приводит к образованию нескольких равноправных цветков на верхушке. То есть мы встречаемся со

случаями линейной, билатеральной или многолучевой фасциацией (White, 1948) в зависимости от числа терминальных цветков

Васкулатура соцветий. В соцветиях *T. palustris* с несомненно терминальным цветком можно видеть четкие различия в иннервации боковых и терминального цветка: пять пучков в оси соцветия, по одному пучку отходит в боковые цветки, а в терминальный цветок уходит три пучка. Ту же закономерность мы видим в тех соцветиях *T. maritima*, где по положению четко выделяется терминальный цветок, отделенный удлинненным междоузлем от самого верхнего бокового цветка: в боковой цветок отходят один или два пучка, образованные ветвями соседних пучков оси соцветия, а в терминальный цветок уходит целое кольцо, состоящее 5-11 проводящих пучков. Однако часть изученных соцветий *T. maritima* имеет другое строение. Иногда на верхушке соцветия может быть не один, а два или три цветка, в каждый из которых входит несколько пучков. Так, в одном из соцветий на верхушке развита группа, составленная, на первый взгляд, тремя нормальными боковыми цветками, однако в каждый из этих цветков входят части от трех пучков оси соцветия (рис. 44). В другом соцветии явно видно, что один из цветков занимает терминальное положение, а другой – боковое (хотя и тесно приближен к первому), но характер иннервации каждого из этих цветков – в целом одинаковый (рис. 43). Примерно половина пучков оси соцветия входит в один цветок, а остальные – в другой. В соцветии, изображенном на рисунке 9, которое имеет на верхушке двойную терминальную структуру, пучки главной оси делятся поровну между этими цветками, образуя два полукольца, от которых отходят пучки ко всем органам. Данные о наличии на верхушке некоторых соцветий двух или нескольких цветков, иннервирующихся подобно терминальному подтверждают, что мы имеем дело с явлением фасциации (Lock, 2010). На возможную роль фасциаций в формировании терминальных структур у представителей порядка Alismatales обращали внимание и раньше (Sokoloff et al., 2006).

Краткий итог. У *Triglochin maritima*, помимо наиболее обычного для этого вида и типичного для всего рода *Triglochin* варианта с развитием нормального терминального цветка, отмечены более редкие варианты завершения соцветия, в том числе полимерные терминальные цветкоподобные структуры. Они возникают в результате фасциации, происходящей на верхушке соцветия, о чем свидетельствует большое число органов терминальной структуры и случаи снабжения каждого из двух сближенных на верхушке цветков большим числом пучков, чем боковые цветки. В данном случае мы имеем дело не со срастанием боковых цветков с терминальным, а именно с увеличением числа равноправных структур – терминальных цветков.

Раздел 4.4. *Arabidopsis thaliana*

Общая морфология растений. По нашим анатомическим данным на соцветии дикого типа (экотип *Columbia*) *A. thaliana* размером не более 3 см уже заложено около 40 цветков, что совпадает с пределами числа узлов выше розетки, посчитанных на взрослых растениях в конце вегетации. Следовательно, у растений около 3 см высотой меристема соцветия замерла и уже перестала (!) образовывать новые примордии цветков. Дальнейшее развитие идет только за счет удлинения междоузлий соцветия и постепенного акропетального развития цветков до образования ими плодов. Наши данные совпадают с динамикой развития соцветия, описанной в работе L.L. Hensel et al. (1994): в течение 15 дней после посадки растение производит в среднем 2,6 цветка в день, а потом с 15 по 20 день формирование цветков не идет, и меристема замирает. К 20 дню после посадки растение дикого типа по нашим данным как раз и составляет 3-4 см. По данным L.L. Hensel et al. (1994) через 2 дня замирают и меристемы соцветий 2 порядка. Авторы не учитывают, что растение не сразу образует соцветие, а сначала семядоли и листья, и усредняют число сформированных цветков, учитывая дни, когда на растении еще формировались вегетативные органы. Следовательно, скорость образования цветков в первые дни морфогенеза соцветия еще выше. Замирание меристемы в данном случае не означает ее полную истощенность. K. Bull-Hereñu, R. Claßen-Bockhoff (2011) выделяют два типа открытых соцветий: I тип – размер меристемы уменьшается в течение онтогенеза, однако заложение примордиев проходит без полного истощения тканей меристемы, II тип – развитие примордиев приводит к полному истощению флоральной меристемы. У *Arabidopsis thaliana* в диком типе мы наблюдаем I тип открытого соцветия, что также подтверждается исследованием L.L. Hensel et al. (1994): при удалении плодов на растении с замершей меристемой соцветия она просыпалась и вновь начинала формировать цветки. Вследствие вышеописанных закономерностей у растений дикого типа число узлов выше розетки на побеге уменьшается с увеличением порядка оси, так как каждая ось более высокого порядка функционирует меньшее время, чем предыдущие оси (что определяется последовательностью заложения осей). Однако у мутанта *tfl1-11*, по нашим данным, есть явное возрастание числа боковых цветков, боковых цветков без бракт и числа узлов от розетки с возрастанием порядка оси (это можно заметить даже невооруженным глазом на рис. 56, В). Данное предположение подтвердилось найденной положительной ранговой корреляцией Spearman между каждым из этих параметров и порядком оси, равной во всех случаях 0,434 ($p < 0,0165$). Таким образом, если у растений дикого типа замирание морфогенетических процессов во всех апикальных меристемах происходит примерно одновременно под воздействием каких-то системных факторов, то у

мутантов, развивающих терминальные цветки, завершение морфогенеза каждого побега идет индивидуально и далеко не одновременно – с формированием этих терминальных цветков.

Согласно исследованию K. Bull-Hereñu, R. Claßen-Bockhoff (2013), выполненному на материале по нескольким неродственным группам растений, число узлов, которое образует взрослое соцветие, коррелирует с начальным размером меристемы закрытого соцветия. По нашим данным, у мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* число узлов на оси типа 1 не различается, более того, сами выборки визуальны идентичны (рис. 85) верхние границы усатых ящиков выборок совпадают, а медианы, как и нижние границы, различаются лишь на единицу. Если обобщения K. Bull-Hereñu, R. Claßen-Bockhoff (2013) верны для наших объектов, то можно заключить, что мутанты по генам *TFL1* и *TFL2* имеют примерно одинаковый начальный размер меристемы главного соцветия.

J. Alvarez et al. (1992) выявили зависимость числа цветков на соцветии мутантов *tfl2-1* от температуры выращивания: 15° - 45 цветков до терминации, что сильно приближено к числу боковых цветков у растений дикого типа, хотя его соцветия никогда не терминируются, 22° - 4-8 цветков до терминации, а при 30° (верхний предел температуры) – 1-3 цветка. В нашем эксперименте растения выращивались при температуре 20-25°C и имели не более 8 цветков, что подтверждает зависимость, выявленную J. Alvarez et al. (1992). К сожалению, нам неизвестны аналогичные работы по анализу возможной связи между числом цветков на оси соцветия и температурой выращивания для растений дикого типа.

У мутантов *A. thaliana* по генам *TFL1* и *TFL2* по сравнению с растениями дикого типа в соцветии кроме терминального цветка появляются также и брактей, хотя их наличие не является постоянным для всех цветков. Кроме того, для этих мутантов характерно образование меньшего числа вегетативных листьев и более раннее формирование соцветия (Shannon, Meeks-Wagner, 1991; Larsson et al., 1998). Анализируя эти факты, мы протестировали рабочую гипотезу о том, что существует некоторое критическое минимальное число листьев на оси, которое обязательно достигается в ходе морфогенеза растений *A. thaliana* дикого типа и мутантов *tfl1* и *tfl2*. По этой гипотезе, при более раннем переходе к цветению программы развития вегетативной части побега и соцветия начинают перекрываться, и возникают цветки, сидящие в пазухах брактей. Однако полученные данные противоречат этому предположению: на оси одного типа число стеблевых листьев у мутантов может варьировать от 0 до 3 у *tfl1* (рис. 88) и от 1 до 4 у *tfl2-1* (рис. 85). Число стеблевых листьев не является постоянным на осях разного типа, так как было выявлено, что в диком типе на оси 2 порядка число стеблевых листьев в

среднем больше, чем на осях 1 и 3 порядка, эта же закономерность сохраняется и у мутантов *tfl1-11* и *tfl1-13* (у *tfl1-14* данная закономерность не смогла быть выявлена скорее из-за небольшой выборки), и при слиянии данных по всем трем мутантам вместе и сравнении соцветий разных порядков мы снова находим эту черту.

Вариации филлотаксиса. У изученных мутантов *A. thaliana* отмечены сбои в филлотаксисе, причем иногда эти сбои происходят с изменением направления генетической спирали. По приблизительной оценке, такие сбои чаще происходили в основании соцветия и на уровне стеблевых паракладиов главной оси. У дикого типа сбои филлотаксиса были обнаружены только у 2 растений и без изменения направления генетической спирали. Используя представления о характере регуляции морфогенеза в апексе побега (например, Тимонин, 2006; Чуб, 2010), обычные сбои в филлотаксисе могут быть объяснены резким укорочением пластохрона из-за воздействия тех или иных внешних условий, вследствие чего положение первого примордия уже инициировалось, однако зона подавления еще не возникла, и поэтому рядом с первым примордием успевает инициироваться второй примордий.

Морфология соцветий. При сравнении ТЦ между мутантами по генам *TFL1* и *TFL2* было выявлено, что практически по всем параметрам (кроме плодолистиков) ТЦ *tfl2-1* более редуцирован (несет меньшее число органов), чем ТЦ *tfl1* (рис. 84). Мутант *tfl2-1* образует большее число розеточных листьев (выявлено впервые), но меньшее число органов выше нее, чем *tfl1*. При сравнении разных цветков у мутантов по гену *TFL1* между собой нами показано, что выделяется три категории цветков: ТЦ, ЛЦ1 и ЛЦ2/3 (последняя группа крайне редко отличается по строению от цветка дикого типа). ТЦ – наиболее редуцированный и содержит меньшее число чашелистиков, лепестков, тычинок и общую сумму органов, чем боковые цветки растений дикого типа и цветки ЛЦ2/3 мутантов. При сравнении цветков одного и того же мутанта чаще всего мы находили отличия ТЦ от ЛЦ2/3, что наиболее логично, так как разница в строении между наиболее редуцированной структурой и цветками со строением аналогичным дикому типу (или очень близким к нему) наиболее велика. Было найдено только два цветка у мутанта *tfl1-14*, из 60 терминальных цветков мутантов по гену *tfl1*, у которых строение ТЦ было полимерным по числу чашелистиков или лепестков и тычинок, но с нормальным числом плодолистиков. Так как процент (0,03%) таких терминальных цветков очень мал, эти цветки можно рассматривать как исключения.

ЛЦ1 занимает промежуточное положение между ЛЦ2/3, близким к цветкам растений дикого типа, и редуцированным ТЦ, то есть число чашелистиков, лепестков, тычинок и сумма органов больше, чем в ТЦ, но меньше чем в ЛЦ2/3. Из-за такого

промежуточного положения очень сложно выделить данную группу при сравнении небольших выборок цветков внутри одного и того же мутанта (достоверно она выделяется лишь внутри мутанта *tfl1-14*, $p < 0,0001$). Эта группа становится хорошо отличимой от ТЦ и ЛЦ2/3 лишь при объединении выборок всех мутантов по гену *TFL1*, по следующим параметрам: числу чашелистиков, лепестков и даже плодолистиков ($p < 0,0001$). Отметим, что (вопреки описанной выше общей закономерности) ЛЦ1 отличается меньшим числом плодолистиков от ТЦ, так как в ЛЦ1 есть тенденция к редукции 2 плодолистиков до 1, в то время как в ТЦ есть тенденция к возрастанию числа плодолистиков до 3 (один раз даже встречен гинецей из 4 плодолистиков).

У *Arabidopsis thaliana* (Пенин, Чуб, 2005; Скрыбин и др., 2006; Чуб, 2010) установлены наиболее стабильные регионы цветка (то есть участки, что точность морфогенеза максимальна), которыми оказываются медианные чашелистики и два плодолистика в центре цветка, которые сохраняются в структуре цветке почти всегда. По полученным нами данным для латеральных цветков мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* это не всегда верно. На обобщенных диаграммах ЛЦ1 у изученных мутантов видно, что верхний медианный чашелистик редуцируется чаще других, что связано с сильной приближенностью ЛЦ1 к ТЦ (Локк и др., 2012). Согласно представлениям о механических взаимодействиях примордиев в ходе развития (Чуб, 2010; Remizowa et al., 2013b), можно предположить, что в ходе морфогенеза более развитые органы ТЦ затрудняют, а в большей части случаев полностью подавляют развитие ближайшего чашелистика, а иногда и лепестков. Однако следует отметить, что положение нижнего медианного чашелистика у латеральных цветков *tfl1-2* более стабильно, чем остальных чашелистиков.

На обобщенных диаграммах ТЦ при совмещении по положению перегородки в гинецее мы наблюдаем преобладающее положение чашелистиков в той же плоскости, что и перегородка лишь у 50% случаев. Данный факт можно объяснить, спиральным расположением органов наружного круга ТЦ, о котором свидетельствуют данные по морфогенезу соцветия и периодическое преобладание диагональных положений чашелистиков на обобщенных диаграммах.

При совмещении ТЦ по положению ЛЦ1 у мутантов можно выявить разную ориентацию плодолистиков в цветке, которую удобно характеризовать положением перегородки, которая в проекции на плоскость диаграммы представляет собой линию. У *tfl2-1*, *tfl1-2* на главной оси и *tfl1-14* на паракладях перегородка чаще всего перпендикулярна линии, соединяющей центры ЛЦ1 и ТЦ, что согласуется с терминальным положением цветка. Перегородки боковых цветков смотрят на ось соцветия, и если бы у большинства терминальных цветков перегородка была бы

направлена к «общему центру» с ЛЦ1 и ЛЦ2, то можно было бы обсуждать вопрос о его псевдотерминальном положении. У мутанта *tfl1-13* на главной оси и *tfl1-11* на паракладях перегородки располагается примерно под углом, близким к золотому сечению $137,5^\circ$ от линии, соединяющей центры цветков. Перегородка у *tfl1-11*, *tfl1-12*, *tfl1-14* на главной оси и *tfl1-13* на паракладях располагается очень по-разному и какого-либо часто встречаемого положения выявить не удастся. Выяснить, что же влияет на положение перегородки, не удалось, так как диаграммы соцветий с тем или иным положением перегородки очень разнообразны и общих между ними черт нет. В целом, варьирование характера ориентации гинецея говорит в пользу истинно терминального положения верхнего цветка.

В ЛЦ1 *tfl2-1*, *tfl1-2*, *tfl1-12* на оси типа 1 и у *tfl1-13*, *tfl1-14* на осях типа 2р ориентация гинецея может отличаться от таковой в диком типе. Изменение ориентации гинецея боковых цветков было обнаружено при изучении вариаций строения цветка растений дикого типа и различных мутантов (Чуб, Пенин, 2004; Чуб, 2010; Penin, Logacheva, 2011). Во всех случаях, включая наши данные, когда ЛЦ1 был близок по строению к дикому типу, с поворотом ориентации гинецея совпадал такой же поворот андроцея. Эти данные подтверждают гипотезу о том, что разметка положения плодолистиков определяет разметку положения тычинок (Чуб, Пенин, 2004). Однако это обобщение не объясняет причину самого изменения ориентации гинецея.

Присутствие «гибридных» органов, которое ранее отмечалось и другими исследователями (Shannon, Meeks-Wagner, 1991; Alvarez et al., 1992), в строении верхних боковых цветков и терминального цветка можно объяснить развитием органов на границе зон органов разного типа. Согласно существующей модели определения типа органа в цветке, постулируется, что все органы цветка собраны в зоны («мутовки»), и формирование определенного типа органа в каждой мутовке определяется экспрессией конкретных гомеозисных генов, разделенных на три класса: А, В, С (Coen, Meyerowitz, 1991; Weigel, Meyerowitz 1994). Экспрессия генов класса А (*AP1/AP2*) обуславливает развитие чашелистиков, генов класса А и В (*AP3/PI*) – лепестков, генов класса В и С (*AG*) – тычинок и, наконец, гена класса С – плодолистиков (Coen, Meyerowitz, 1991). Предложенная модель разметки органов в цветке подразумевает две различных зоны разметки (Чуб, Пенин, 2004; Чуб, 2010): акропетальная зона разметки околоцветника, где после окончания разметки экспрессируются гены класса А, и базипетальная зона разметки, где потом экспрессируются гены класса С. Добавление клеточного материала при развитии флорального примордия происходит не на верхушке, а именно между разными зонами разметки, то есть на границе областей экспрессии генов класса А и С. В

верхней части акропетальной зоны разметки и нижней базипетальной после окончания разметки экспрессируются также гены класса В. Вероятно, «гибридный» орган между чашелистиком и лепестком возникает на границе соприкосновения зон определения типа органов (Чуб, Пенин, 2004; Чуб, 2010) чашелистика и лепестка, аналогично возникают «гибридный» орган между лепестком и тычинкой и между тычинкой и плодолистиком. Согласно ABC-модели и модели определения типа органов, зоны экспрессии генов имеют форму кольца для генов класса А и В и круга для класса С. Однако в реальности зачатки лепестков в развитии боковых цветков как у дикого типа (рис. 112, Б, В), так и у изученных мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* очень малы (например, рис. 115, В, Г; рис. 121, Д). Мы выдвигаем гипотезу, что зона экспрессии генов класса В имеет неправильную форму: ее верхняя граница – окружность, а нижняя граница – волнистая. Нижняя граница идет по линии, разделяющей зоны экспрессии генов классов А и С и лишь небольшими участками (в местах формирования будущих лепестков) заходит в зону экспрессии гена А. Таким образом, возникает дополнительная граница областей расположения разного типа органов между чашелистиками и тычинками, и как следствие – время от времени возникают «гибридные» органы между чашелистиком и тычинкой. Казалось бы, это легко проверить, однако в литературных данных, содержащих информацию об областях экспрессии генов классов А, В и С, визуализация их экспрессии приводится на стадиях заложения лепестков и тычинок, когда уже по морфологии и топографии примордиев можно понять тип этих органов (Kaufmann et al., 2009; Smaczniak et al., 2012). Случаи возникновения таких «гибридных» органов при наличии лепестков более редки (рис. 76, Л-Ф), чем их возникновение в цветках, где нет лепестков совсем или они расположены в той части цветка, где лепестков нет (рис. 63; рис. 66; рис. 70, А-К; рис. 72, А-К; рис. 74, А-Ж). Другие сочетания «гибридных» органов возникают при выпадении одного или нескольких кругов типичных органов (Чуб, Пенин, 2004), например, «гибридный» орган между чашелистиком и плодолистиком может возникать при выпадении двух кругов (тычинок и лепестков), но такое случается редко (рис. 65; рис. 76, А-К). Кроме того, ген *AG* может экспрессироваться эктопически в чашелистиках и обеспечивать «карпелоидность» последних (в таких случаях на верхушках чашелистиков возникают рыльцевые папиллы при сохранении всех кругов органов в цветке, однако мы не выделяли отдельно такие случаи). «Гибридный» орган между чашелистиком, лепестком и тычинкой, вероятно, возникает при пересечении границ зон определения типов трех соответствующих органов. «Гибридный» орган между чашелистиком, тычинкой и плодолистиком возникает только в цветках, где нет лепестков, а значит - могут соприкасаться границы областей расположения этих трех органов, чаще всего между

этими «гибридными» органами и пестиком цветка нет и тычинок (рис. 63, рис. 72, А-К). Не будем также забывать, что «гибридный» орган между чашелистиком, тычинкой и плодолистиком может возникать и в ходе эктопической экспрессии гена *AG* в гибридном органе между чашелистиком и тычинкой (рис. 74, А-Ж).

Ни в одном из изученных цветков не был встречен «гибридный» орган между лепестком и плодолистиком. Было бы логичным объяснить это тем, что просто не бывает цветков, где отсутствовали бы тычинки, однако один такой цветок был найден (рис. 72, Л-Ф). Возможно, отсутствие «гибридного» органа связано с очень редкой встречаемостью этого феномена: только 1 цветок из 322 изученных цветков не имел тычинок, вероятность же того, что именно в этом цветке произойдет перекрывание границ разметки, мала. Возможно, есть какие-то другие механизмы, препятствующие образованию таких органов у мутантов по генам *TFL1* и *TFL2*, так как не был встречен не только двойной «гибридный» орган, но и теоретически возможные тройные «гибридные» органы: между лепестком, тычинкой и плодолистиком и между чашелистиком, лепестком и плодолистиком. Чаще всего такие органы возникают на границе между тесно сближенными цветками, видимо, из-за очень тесного расположения и взаимного давления примордиев развивающихся цветков (Чуб, 2010).

Предыдущими исследователями была выдвинута гипотеза о том, что наличие околоцветника у ТЦ связано с наличием брактеей у близлежащих боковых цветков, если же таковых нет, то у ТЦ нет истинного околоцветника, а наличие кажущегося околоцветника обеспечивают органы околоцветника приближенных к нему боковых цветков (Пенин и др., 2005). Наши исследования мутантов *A. thaliana* не подтверждают эту гипотезу, хотя мы не изучали детально растения, выращенные во всех вариантах условиях освещения, использованных в цитированной работе, так что в этой области необходимы дополнительные исследования. Мы наблюдали наличие истинного околоцветника ТЦ у всех изученных мутантов *tfl1* (и в том числе у изученного в приведенной выше работе мутанта *tfl1-11*) на главной оси и у *tfl1-13* и *tfl1-14* также на осях типа 2p вне зависимости от наличия/отсутствия брактеей у близлежащих цветков. Об «истинности» околоцветника свидетельствуют как морфологические (рис. 66; рис. 70, А-К; рис. 72, А-К; рис. 76, А-К; рис. 78, А-Л; рис. 80, А-К; рис. 82, А-О), так и анатомические данные. У *tfl2-1* на оси типа 1 были найдены ТЦ без околоцветника, но это связано не с наличием/отсутствием брактеей, а общей большей редукцией ТЦ, что уже было отмечено выше. У *tfl1-11* ТЦ 2 (рис. 74, А-Ж) сильно отличались по строению от ТЦ 1 (в частности, отсутствием лепестков), но небольшая выборка не дает возможности сделать какие-либо выводы на этот счет. Таким образом, на верхушке изученных мутантов находится

истинный терминальный цветок с приближенными к нему боковыми цветками по нашей интерпретации, которая совпадает с мнением более ранних исследователей (Shannon, Meeks-Wagner, 1991). Полученные данные по *Triglochin* также противоречат вышеописанной гипотезе, так как у видов *Triglochin* абрактеозное соцветие и есть терминальный цветок с хорошо развитыми листочками околоцветника. Впрочем, данные по *Triglochin* придется рассматривать совсем иначе (и делать другие выводы), если следовать мнению ученых (например, Uhl, 1947; Rudall, 2003), которые считают все традиционно принимаемые «цветки» этих растений псевдантиями. Тогда на верхушке соцветия расположен либо голый женский цветок с несколькими плодолистиками, либо (в другой версии этих представлений) шесть латеральных голых женских цветков.

Анализируя в целом строение терминального цветка мутантов *Arabidopsis*, мы предположили, что при большей скорости терминации оси образуется более редуцированный ТЦ, так как растение просто не успевает сформировать много органов. Для проверки данной гипотезы мы провели корреляционный анализ данных, где скорость терминации оси была выражена числом узлов на оси соцветия, а редуцированность ТЦ - суммой его органов. Ранговый коэффициент корреляции Spearman оказался равен -0,343 ($p=0,0008$). Таким образом, наше предположение не подтвердилось, и более редуцированный ТЦ образуется при меньшей скорости терминации оси. Данную закономерность можно объяснить большим расходом меристемы соцветия на образование большего числа боковых цветков, после чего на терминальный цветок остается уже очень мало места.

Морфогенез соцветий и цветков. Полученные данные по развитию цветка дикого типа и особенностям строения поверхностей органов его цветка полностью совпадают исследованиями D.R. Smyth et al. (1990). На примере мутанта *tfl1-11* нами было показано нехарактерное для растений дикого типа наличие устьиц на внутренней стороне чашелистика и на верхушке пыльника тычинки, хотя эти органы по внешним характеристикам не отличались от типичных органов цветка. Значение этих наблюдений не вполне ясно. Возможно, оно отражает общее снижение стабильности морфогенетических процессов у мутантов.

Наши данные по развитию боковых цветков у изученных мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* показали, что оно в общих чертах сходно с таковым у растений дикого типа. Различия состоят в скорости развития чашелистиков и как следствие – во времени образования стадии бутона. У растений дикого типа чашелистики полностью смыкаются в начале шестой стадии (по данным D.R. Smyth et al., 1990 и нашим данным), а у мутантов – на только седьмой. Отметим, что периодизацию развития цветка, приведенную D.R. Smyth

et al. (1990), можно использовать для описания морфогенеза цветка мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* лишь с некоторыми корректировками. Необходимо скорректировать начальные границы четвертой и шестой стадий, которые в работе D.R. Smyth et al. (1990) маркируются именно развитием чашелистиков, соотнеся их с развитием других органов цветка.

Мы не выявили каких-либо различий в характере морфогенеза латеральных цветков, расположенных в пазухе брактей и латеральных цветков, не имеющих видимой брактей. Это противоречит гипотезе о влиянии примордия брактей на время заложения, а иногда и скорость развития примордия абаксиального элемента околоцветника (Remizowa et al., 2006, 2013b; Чуб, 2010). Отметим, что в силу постоянного отсутствия развитых брактей у растений дикого типа именно анализ мутантов позволил протестировать упомянутую гипотезу. Не исключено, что характер и степень влияния кроющего листа различны в разных группах растений, и в этом направлении необходимы дополнительные исследования.

Наши данные по развитию соцветия и формированию ТЦ у мутанта *tfl2-1*, а также морфологическое изучение этих растений хорошо согласуются с данными J. Alvarez et al. (1992). На диаграммах данных авторов терминальную структуру главного соцветия можно разделить на отдельные цветки. J. Alvarez et al. (1992) отмечают, что приближенные к ТЦ боковые цветки закладываются раньше, но развиваются медленнее терминального, что подтверждают и наши данные. Этот факт верен не только для мутанта *tfl2-1*, изученного J. Alvarez et al. (1992) и нами в данной работе, но и для всех изученных нами мутантов *tfl1*. Полученные нами данные по развитию главного соцветия у мутантов *tfl1-2*, *tfl1-11* совпадают с описанием развития соцветия мутанта *tfl1-1* (Bradley et al., 1997), что служит еще одним доказательством одинакового морфогенеза соцветий у различных мутантов по гену *TFL1*.

Нами впервые выявлено, что примордии органов (как минимум наружного круга) терминального цветка у всех изученных нами мутантов закладываются, продолжая спираль филлотаксиса оси соцветия (Локк и др., 2012; Lock et al., 2012a). Угол между соседними цветками на оси соцветия обычно близок к углу золотого сечения 137,5°. Этот угол сохраняется и при отхождении первых органов ТЦ. Заложение первых чашелистиков по спирали, продолжающей спираль филлотаксиса оси соцветия, логично следует из терминального положения цветка. Органы околоцветника размечаются в зоне акропетальной разметки цветка (Чуб, Пенин 2004; Чуб 2010), от положения сайтов разметки самых первых чашелистиков зависит положение остальных, значит все органы околоцветника, возможно, размечаются по спирали. Еще одна причина особенного

строения терминального цветка – его нахождение на верхушке оси соцветия. Для объяснения образования столь мало вариабельной структуры цветка крестоцветных была выдвинута гипотеза (Пенин и др., 2005; Чуб, 2010), согласно которой для ее формирования необходимы мощные морфогенетические сигналы от криптической брактей и оси соцветия и двух криптических брактеол, которые задают 2 плоскости симметрии этого цветка. В терминальном же положении нет и не может быть ни криптической брактей, ни брактеол, а значит и соответствующих сигналов, поэтому невозможно воспроизвести план строения бокового цветка. В то же время у изученных представителей порядка *Alismatales* таких условий для развития нормального бокового цветка не требуется, а значит, терминальные цветки или структуры могут иметь план строения такой же, как боковой цветок. Это подтверждается наличием типичных цветков на верхушке соцветий *Triglochin* и терминальных структур у *Potamogeton*, аналогичных боковому цветку. Еще одной важной особенностью ТЦ, не описанной другими исследователями, является отсутствие в его развитии стадии закрытого бутона, которая характерна в той или иной степени для всех боковых цветков.

При изучении морфогенеза соцветия мы не раз наблюдали паракладий в пазухе стеблевого листа, состоящий только из одного цветка с 5 чашелистиками. О том, что это именно паракладий, свидетельствовала его более ранняя стадия развития по сравнению с самым нижним боковым цветком (базипетальное развитие паракладиев после развития цветков главного соцветия вообще характерно для синфлоресценций разных растений, например, Troll, 1964; Weberling, 1983; Hempel, Feldman, 1994). Наружный круг околоцветника, состоящий из 5 элементов, расположен так, что непарный чашелистик обращен к оси соцветия. Отметим, что в дефинитивном состоянии этот цветок никак не будет отличаться от других цветков с 5 чашелистиками и брактеей на взрослом соцветии. Возможно, что во всех случаях цветков с 5 чашелистиками, сидящих в пазухе брактей, располагающихся в основании соцветия, мы имеем дело с обедненными до 1 цветка паракладиями. Здесь следует также учесть общую проблему с использованием понятия «паракладий» в отношении мутантов с терминальными цветками. Согласно подходу V. Troll (1964), в монотелических соцветиях все боковые цветки следует считать паракладиями.

Васкулярная анатомия. *Дикий тип.* Данные по васкулярной анатомии цветка совпадают с литературными данными, полученными по другим крестоцветным (Arber, 1931). Отметим, что, как и у других крестоцветных (Arber, 1931) по анатомическим данным у *A. thaliana* сначала от цветоножки отходят трансверзальные (внутренние) чашелистики (которые по комплексу прочих особенностей следовало бы считать

внутренними), а лишь потом – медианные. Однако сравнить полученные данные с данными по терминальному цветку невозможно, так как из-за заложения органов по спирали филлотаксиса, продолжающей генетическую спираль соцветия, невозможно выделить внутренние и наружные чашелистики, тем более, что их число обычно меньше 4.

В изученных нами цветках дикого типа *A. thaliana* 8 нектарников, в то время как в работе А. Arber (1931) по другим крестоцветным упоминаются вариации в числе нектарников, но максимально возможное число приводится равным 6. В работе D.R. Smyth et al. (1990) при описании морфогенеза цветков упоминается 6 нектарников, однако форма может варьировать от одно- до двухбугорковой. В норме нектарники не васкуляризованы, что отмечают и предыдущие исследователи (Arber, 1931), однако в терминальных цветках, по нашим данным, иногда встречаются нектарники, васкуляризованные одним пучком.

Мутанты A. thaliana. У мутантов *tfl1-2* и *tfl2-1* показано достаточно стабильное снабжение стеблевых паракладиев (осей типа 2у) 3 пучками (все 3 являются производными трех разных пучков, идущих в оси соцветия) и 1 пучком соответственно. У мутантов *tfl1-2* васкулатуру стеблевых паракладиев объяснить легко: 1 пучок уходит в кроющий лист, а 2 снабжают собственно паракладий. Это весьма распространенная ситуация для иннервации кроющего листа и пазушного побега у двудольных растений. Снабжение паракладиев у *tfl2-1* единственным пучком объяснить логичной гипотезой пока не удастся, ведь несколько отходящих выше цветков снабжаются 2-3 пучками, а не 1. Хотя возможно предположение, что в силу базипетального заложения паракладиев у мутантов *tfl2-1* с ускоренным развитием, паракладии вообще плохо развиваются, и как следствие мы наблюдаем и слабое развитие васкулатуры. Единственный пучок, отходящий в паракладий, затем в основании цветоножки разделяется на 3: 2 остаются в оси паракладия и один снабжает брактею.

У изученных мутантов в большинстве случаев в боковой цветок с брактеей из оси соцветия уходит 3 пучка (1, как правило, снабжает брактею), в боковой пучок без брактей уходит 2 или 3 пучка. В этом отношении проявляются, казалось бы, принципиальные отличия от данных, полученным нами для латеральных цветков растений дикого типа. На изученной нами обширной выборке цветков растений дикого типа каждый цветок иннервирован единственным проводящим пучком. Однако следует учесть, что наша методика предполагала изучение цветков вблизи верхушки соцветия как у мутантов, так и у растений дикого типа. Анализ литературных данных показал, что в многоцветковых соцветиях растений дикого типа первые 5-7 нижних цветков снабжаются двумя пучками

(Kang et al., 2003; Dengler, 2006), и лишь затем происходит перестройка проводящей системы к снабжению боковых цветков одним пучком. У изученных нами мутантов в соцветии не более 8 цветков, считая терминальный, и таким образом, перестройка не успевает произойти, и мы видим два пучка, к которым присоединяется третий, снабжающий брактею. В тех случаях, когда мы видим 3-4 пучка, идущих в цветок без видимой брактей, видимо, мы имеем дело с криптической брактеей, в данном случае оказывающей влияние на строение васкулатуры (Hagemann, 1963; Чуб, 2010). Можно выстроить непрерывный морфологический ряд по отхождению пучков в брактею: в брактею уходит 1 неделивающийся пучок; пучок, снабжающий брактею активно ветвится и в момент отхождения брактей представляет собой тесно сближенную группу пучков; пучок, снабжающий брактею, начинает активно делиться и в брактею в разных местах входят 3 уже хорошо отличимых пучка; в брактею идут пучки не только от центрального проводящего пучка, но и пучки, отделившиеся от боковых пучков, пучки входят в брактею на большом протяжении.

Из анатомических данных по мутанту *tfl1-2* следует, что терминальный цветок снабжается достоверно ($p < 0,001$) большим числом пучков, чем боковые. Причем это справедливо как для главной оси, так и для паракладиев из розетки. Анатомические данные по другим изученным мутантам по гену *TFL1* также подтверждают вывод, сделанный на основе *tfl1-2*.

Данные по васкулатуре *tfl2-1* не дают столь однозначной интерпретации, что связано с общей редукцией мутанта *tfl2-1* относительно мутантов по гену *TFL1*. Есть соцветия, которые очень сходны по васкулатуре с соцветиями *tfl1-2*, и в них в терминальных цветках уходит 5 пучков. У других же в основании соцветия в боковые цветки отходит по 3 пучка, однако затем, число пучков в оси соцветия перестает восстанавливаться и в итоге в оси остается только один пучок, от которого отходят пучки, снабжающие еще 2-3 боковых цветка и терминальный (Локк и др., 2012; Lock et al., 2012b). В таком случае по васкулатуре совершенно невозможно определить какой же цветок терминальный, однако помогает знание морфологических особенностей строения терминального цветка. У *tfl2-1* как уже было описано выше, терминальный цветок сильно обеднен и часто не сближен с боковыми цветками, а сидит отдельно на высокой цветоножке. Данные по морфогенезу также четко указывают на постоянное наличие терминального цветка у растений этого мутанта.

Краткий итог. У мутантов *tfl1* и *tfl2* *A. thaliana* на верхушке соцветия образуется терминальный цветок, иногда с тесно приближенными к нему несколькими боковыми цветками, однако без потери индивидуальности цветков. Терминальный цветок имеет

спиральный околоцветник, продолжающий спираль филлотаксиса оси соцветия, и меньшее число органов, чем боковые цветки. Тесное расположение примордиев в случае сильного сближения терминального и боковых цветков влияет на структуру цветков. Меньшее число органов несет не только терминальный цветок, но и приближенные к нему латеральные цветки. Чаще всего приближен только самый верхний боковой цветок, структура которого заметно отличается от строения других боковых цветков. Для боковых цветков мутантов *tfl1* и *tfl2* характерно задержка образования стадии бутона в процессе морфогенеза, а у терминального цветка – ее полное отсутствие.

Раздел 4.5. Заключение

В состав терминальных структур *T. maritima*, как и в состав терминальных цветков мутантов *tfl1* и *tfl2-1 A. thaliana* входят сросшиеся и «гибридные» органы. Однако у *T. maritima* встречается только «гибридный» орган между тычинкой и листочком околоцветника, в то время как у изученных мутантов отмечен целый спектр «гибридных» органов, хотя чаще всего тоже встречается «гибридный» орган между элементом околоцветника (лепестком) и тычинкой. Частично больший спектр «гибридных» органов у мутантов *tfl1* и *tfl2-1 A. thaliana* объясняется наличием двойного околоцветника, что увеличивает возможные сочетания. У *Potamogeton s.l.* и *Ruppia* органы гибридной природы в составе терминальных структур найдены не были, только случаи срастания однотипных органов. У всех изученных представителей однодольных, кроме *Ruppia*, и у изученных мутантов *A. thaliana* в состав терминальных структур и терминальных цветков соответственно периодически входят трубочки и ниточки. На наш взгляд, они являются видоизмененными элементами околоцветника. В частности, у видов *Potamogeton* мы наблюдали структуры, промежуточные между трубочкой и листочком околоцветника (например, сложенный вдоль листочек околоцветника). У мутантов *tfl1* и *tfl2-1 A. thaliana* ниточки и трубочки тоже чаще всего находятся в зоне околоцветника. Данные по анатомическому строению трубчатых структур не противоречат их интерпретации как видоизмененных элементов околоцветника. Полное отсутствие трубчатых или нитчатых структур у *Ruppia* согласуется с выдвинутой гипотезой, так как в цветках *Ruppia* отсутствует околоцветник (чешуйку на тычинке по ряду вышеприведенных причин мы рассматриваем как придаток связника, а не как приросший листочек околоцветника).

У *Ruppia maritima* при срастании цветков и у изученных мутантов *A. thaliana* в терминальном цветке, сильно приближенном к боковым, иногда наблюдается инверсия полярности тычинок. Это может отражать общее усложнение пространственных отношений между органами в сложно (и нестабильно) устроенных терминальных структурах.

Васкулатура соцветий всех изученных объектов, кроме *Ruppia* и *S. pectinata* имеет общие принципы строения: расположенные на верхушке цветки или цветкоподобные структуры снабжаются большим числом проводящих пучков, чем боковые цветки. Именно этот критерий помог отличить редко встречающиеся случаи псевдотерминального расположения обедненных боковых цветков у *Potamogeton*.

Строение сильно редуцированной проводящей системы *S. pectinata* сходно со строением проводящей системы в роде *Ruppia*, хотя согласно молекулярным данным они не имеют близкого родства (например, Les, Tippery, 2013). Для обоих родов характерны погруженные в воду соцветия: у *Stuckenia* тип опыления – гидрофилия (Wiegand, Kaplan, 1998), у *Ruppia* – эпигидрофилия (Kaul, 1993) или гидрофилия (Jacobs, Brock, 2011). Именно погруженностью в толщу воды соцветий, которые не надо поддерживать в вертикальном положении над поверхностью воды и в которые нет необходимости транспортировать большие объемы воды, может объясняться крайняя редукция проводящей системы до одного концентрического пучка и ее сходство между собой у *S. pectinata* и *Ruppia*. Однако такое строение не позволяет использовать данные по васкулатуре для разграничения случаев терминального и псевдотерминального положения структур на верхушке при возникновении сомнений.

По данным наших исследований видно, что некоторым таксонам (*Potamogeton*, *Stuckenia*, *Ruppia*) невозможно приписывать наличие только открытого (или закрытого) соцветия, так как при изучении естественных популяций выявляется целый морфологический ряд вариаций с наличием терминальных структур как одним из крайних вариантов. Возможно, что большинство более ранних исследователей просто не обращали внимания на такие «уродства» и отклонения, однако они составляют весьма значимый процент либо во всех популяциях (например, у *Potamogeton* и *Stuckenia* около 25%), либо от популяции к популяции (где максимальное число отклоняющихся форм достигает 50% у *Ruppia*). Таким образом, исследуемый нами признак не распадается на дискретные состояния, присущие конкретным таксонам. Большинство исследователей, обсуждавших эволюцию соцветий, выстраивали ряды их преобразований с использованием только «канонических» форм цветорасположения и не привлекали варианты типа фасциаций (Sell, 1969; Maresquell 1970; Кузнецова, 1985; Takhtajan, 1991). В современной интерпретации эволюционной теории «перспективных монстров» (например, Bateman, DiMichele, 2002; Rudall, Bateman, 2003; Bateman, Rudall, 2006) наследуемым тератам придается большое значение. На наш взгляд, при анализе морфологической эволюции, в частности эволюции соцветий, надо изучать весь спектр возможных вариаций, так как

именно они могут являться переходными вариантами между дискретными состояниями, и их рассмотрение поможет увидеть пути возможных преобразований.

Для изученных объектов решающим критерием в определении природы терминальных структур мы считаем морфогенез соцветий. Вероятно, этот признак является наиболее консервативным. Морфогенез типичного ботриоида (ботриоид – кисть, заканчивающаяся терминальным цветком – см. Endress, 2010), согласно полученным данным, происходит следующим образом: все цветки закладываются в акропетальном порядке, но затем терминальный цветок опережает развитие самых верхних боковых цветков. Наши данные полностью согласуются с литературными (например, Takhtajan, 1991; Bull-Hereñu, Claßen-Bockhoff, 2013). Такой морфогенез определяет порядок зацветания, где терминальный цветок открывается раньше верхних боковых цветков. Крайнее проявление этого эффекта можно видеть у изученных мутантов *tfl1* и *tfl2-1* *A. thaliana*: всегда открытый терминальный цветок, так как у него полностью отсутствует стадия бутона. В случае же открытой кисти и заложение, и зацветание цветков идет обычно в акропетальном порядке (Endress, 2010). Если же цветкоподобная структура на верхушке соцветия не опережает в развитии боковые и не открывается первая, то логично предположить, что природа ее отличается от истинного цветка (случаи *Potamogeton* и *Ruppia*).

Согласно выбранным критериям (верхушечное положение, опережение развития терминального цветка относительно боковых, снабжение терминального цветка большим числом пучков, чем боковых цветков) для типичных соцветий *Triglochin* и для соцветий мутантов *A. thaliana* характерны истинные цветки на верхушке соцветий. У *Potamogeton* s.l. и *Ruppia* по этим же критериям (верхушечное положение, в некоторых случаях наличие нескольких брактеей, запаздывание в развитии, снабжение большим числом пучков) на верхушке соцветия располагаются терминальные структуры, составленные из нескольких сросшихся боковых цветков. В некоторых частных случаях (снабжение лишь одним или двумя пучками) на верхушках соцветий *Potamogeton* мы наблюдаем боковые цветки в псевдотерминальном положении как результат обеднения самой верхней мутовки. Это наблюдение хорошо укладывается в наш вывод о природе терминальных структур у рдестов.

У *Potamogeton* нет механизмов временной остановки функционирования апикальной меристемы соцветия, аналогичных описанным у *A. thaliana* (Hensel et al., 1994). Возможно, это является главной причиной того, что морфогенез идет одной волной до полного исчерпания свойств апикальной меристемы. Даже в случае формирования открытого соцветия крайне редко можно встретить продолжение оси соцветия, чаще ось

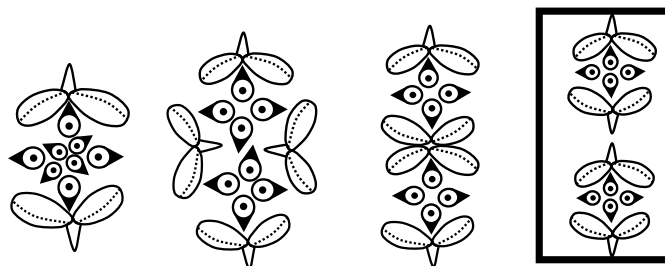
соцветия либо переходит в цветоножки боковых цветков, либо в терминальную или крайне редко псевдотерминальную структуру.

Васкулатура терминальной структуры *Potamogeton* не отличается от васкулатуры цветка этих же объектов, которой свойственно наличие радиально ветвящихся пучков. Радиальное ветвление пучков отмечено и в цветках целого ряда других покрытосеменных растений (Remizowa et al., 2010b; Нуралиев, Соколов, 2014). Появление радиального ветвления в верхнем узле оси соцветия у рдестов, возможно, связано с процессом объединения самых верхних цветков в терминальную структуру.

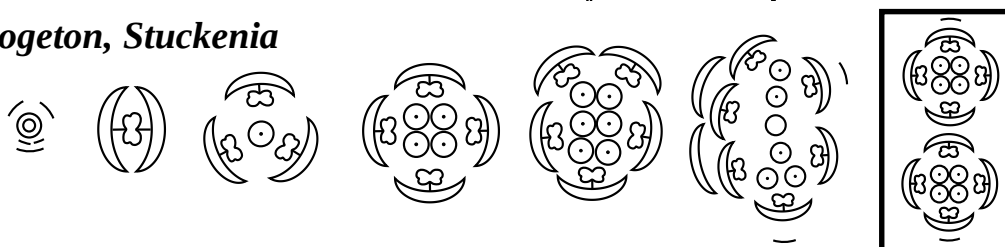
Природа терминальных структур, возникающих на верхушках соцветий у *Potamogeton*, *Stuckenia* и *Ruppia*, - одинаковая. Спектры варьирования у *Ruppia* меньше, чем у *Potamogeton* и *Stuckenia*, так как обедненных структур и трубчатых или нитчатых структур найдено не было (рис. 139). Срастание цветков *Ruppia*, находящихся с противоположных сторон оси соцветия, определяет сложное размещение органов в пространстве и специфический облик полимерных терминальных структур. Наличие поливариантности морфогенеза верхушки соцветия такого типа, как мы наблюдаем у рдестов и *Ruppia*, в ходе эволюции, вероятно, может приводить к возникновению терминального цветка на исходно открытом соцветии путем закрепления одного варианта из уже существующего набора. Так как на месте исходного колоска в этом ряду появляется единственный терминальный цветок, вопрос о ритмике зацветания цветков не встает.

В случае рдестов и руппии есть дополнительные основания считать, что выявленные морфологические ряды имеют отношение к пониманию эволюционных преобразований. Хотя эти ряды выявлены на внутривидовом уровне и даже на уровне варьирования в пределах одного растения, они могли бы показывать пути становления закрытых соцветий, характерных для ближайших родственников этих растений - представителей семейств Zannichelliaceae и Cymodoceaceae. Тот факт, что закрытые соцветия Zannichelliaceae и Cymodoceaceae – эволюционно производные состояния, доказывается наличием у этих растений целого комплекса эволюционно производных признаков (Takhtajan, 1991) строения репродуктивных органов, таких как однополость соцветий, редукция околоцветника и ряд сложных приспособлений к опылению в толще воды. Говоря об эволюционных интерпретациях внутривидовой изменчивости, мы имеем в виду, что эти вариации являются морфологическими связующими звеньями между ситуациями, когда у конкретных родственных таксонов никакой изменчивости не наблюдали (например, *Groenlandia* – *Potamogeton* – *Zannichellia*).

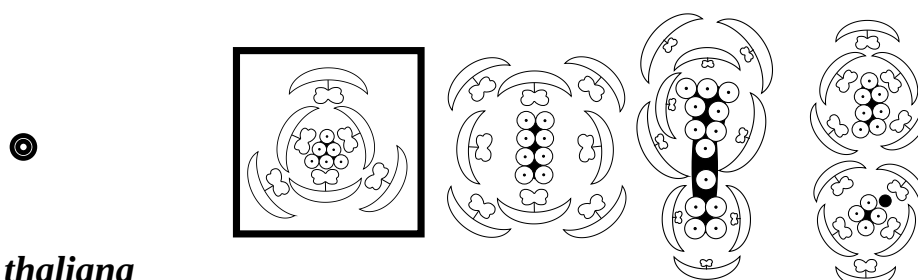
Ruppia



Potamogeton, Stuckenia

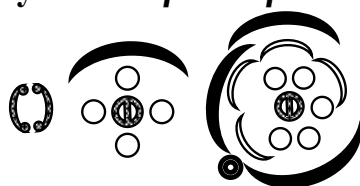


Triglochin



Arabidopsis thaliana

мутанты *tfl 1* и *tfl2*



дикий тип

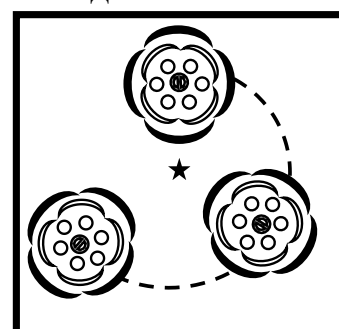


Рисунок 139. Морфологические ряды терминальных структур на верхушках соцветий у *Ruppia*, *Potamogeton*, *Stuckenia*, *Triglochin* и мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* *A. thaliana*.

Черным обведены типичные (наиболее часто встречающиеся) варианты строения верхушки соцветий. Условные обозначения: пунктиром показана единая спираль расположения цветков на оси соцветия, звездой – верхушка оси соцветия.

Образование терминального цветка в семействах Zannichelliaceae и Cymodoceaceae в обоих случаях связано с общей редукцией соцветия до одного цветка. Возможно, именно наличие сильно специализированных и, как следствие, редуцированных соцветий позволяет нам однозначно увидеть направление эволюционных преобразований (Тимонин, 1993). Отметим, что и в случае с Hamamelidaceae, еще одной группы покрытосеменных, для которой в явном виде постулировано наличие эволюции от открытого соцветия к закрытому, появление терминального цветка связано с редукцией и приспособлением к ветроопылению (Endress, 1977).

Спектр варьирования терминальных структур *T. maritima* похож на таковой у *Potamogeton* и *Stuckenia* (рис. 139), но типичное для одной группы состояние является более редким и выглядит как аномалия у другой и наоборот. Это хорошо согласуется с представлениями С.В. Мейена (Meyen, 1973) о частотной природе различий между таксонами. Если задаться целью эволюционной интерпретации полученных морфологических рядов и рассматривать типичное состояние как плезиоморфное для каждой группы, то терминальная структура в соцветиях *Potamogeton* должна рассматриваться как результат срастания нескольких боковых цветков, а случаи нахождения двух одинаковых цветков на верхушке соцветия *Triglochin* можно рассматривать как фасциации, причем каждый из цветков, вероятно, будет морфологически терминальным. Однако правомочность такого подхода требует дополнительных обоснований (см.: Estabrook 1977, Watrous, Wheeler, 1981; Frohlich, 1987). Отметим, что эволюционная интерпретация необходима уже для выбора описательной терминологии. Так понятие «фасциация» - эволюционно нагруженное, потому что сделать вывод о наличии данного феномена (в принимаемом понимании этого термина) нельзя без выбора эволюционного сценария. Так как растения - это модульные организмы, у которых число частей сильно варьирует и строго не определено (например, Нотов, 1999), у них трудно без выбора направления эволюционных преобразований определить «исходное» состояние. В частности, поэтому выдвигались прямо противоположные взгляды на природу фасциаций (Linnaeus, 1751; Moquin-Tandon, 1841; Worsdell, 1905). Более того, на явления фасциации крайне похожи случаи конгенитального срастания боковых цветков, которые мы наблюдали у *Potamogeton* и *Ruppia*, которые также можно интерпретировать как недоразделение этих цветков в процессе морфогенеза. В данном случае типичные состояния, которые являются «точками отсчета», наряду с данными по ритмике морфогенеза, помогают разделить эти два явления.

Спектр варьирования структуры терминального цветка у мутантов *tfl1* и *tfl2* *Arabidopsis* сильно отличается от спектров варьирования верхушки соцветия у изученных

представителей порядка Alismatales (рис. 139). Варианты строения верхушки соцветия у изученных представителей порядка Alismatales для каждого таксона можно выстроить в морфологический ряд, связывающий через ряд переходных форм варианты с типичными открытыми соцветиями и варианты с терминальным цветком или цветкоподобной структурой. Совершенно иначе обстоит дело у изученных мутантов *Arabidopsis*, где терминальный цветок присутствует всегда. При этом изменчивость структуры терминального цветка у мутантов очень велика. Строение терминального цветка у каждого конкретного экземпляра мутанта практически уникально. Варьирует число и положение всех типов органов (чашелистиков, лепестков, тычинок, плодолистиков), нередко встречаются «гибридные» органы, мозаично сочетающие признаки органов разного типа. Следует подчеркнуть, что спектры варьирования верхушек соцветия, наблюдаемые у этих мутантов, не похожи не только на таковые у изученных представителей порядка Alismatales, но и на что-либо известное для крестоцветных и родственных им семейств.

Представляет интерес обсуждение полученных нами данных в контексте представлений о возможной роли резких сальтационных изменений в эволюции архитектуры растений (например, Bateman, DiMichele, 2002; Theißen, 2009). Мутации в регуляторных генах, подобных генам *TFL1* и *TFL2*, могли играть ключевую роль в эволюции соцветий и, в частности, в переходе от открытых соцветий к закрытым. Однако мутации в генах *TFL1* и *TFL2* приводят не только к возникновению терминальных цветков, но и вносят целый ряд других сильных изменений, таких как спорадическое наличие брактеев, наличие большого числа «гибридных» органов, задержка образования стадии закрытого бутона, большее число проводящих пучков, снабжающих боковые цветки. Конечно, другие мутации могут стабилизировать характер морфогенеза (и, соответственно, плана строения) цветка или уменьшить проявление сопряженных изменений, однако терминальный цветок сильно отличается по своей морфологии от латеральных цветков и в целом лишен того плана строения, который характеризует цветки большинства крестоцветных и, вероятно, имеет определенное адаптивное значение. Мы считаем, что мутации в регуляторных генах, подобных генам *TFL1* и *TFL2*, сами по себе не могли привести в эволюции к появлению (или исчезновению) терминальных цветков, если только это не сопровождалось радикальной перестройкой всего плана строения растений в конкретных линиях эволюции. Следует подчеркнуть, что переход к постоянному формированию терминальных цветков в упомянутых выше семействах *Cymodoceaceae* и *Zannichelliaceae* – что бы ни определяло этот эволюционный процесс –

как раз сопровождался радикальной перестройкой всего плана строения растений, включая радикальное упрощение структуры цветка.

Выводы.

1. Частота встречаемости терминальных структур у растений в природных популяциях изученных видов базальных однодольных с открытым в типе соцветием (кроме *Groenlandia densa*) составила в среднем около 25%. Образование терминального цветка имело место во всех соцветиях всех изученных образцов мутантов *tfl1* и *tfl2* *Arabidopsis thaliana*.

2. У *Potamogeton*, *Stuckenia* и *Ruppia* терминальные структуры в соцветиях образуются в результате конгенитального срастания боковых цветков с потерей их индивидуальности.

3. У вида *Triglochin maritima*, имеющего в большинстве случаев терминальный цветок, сложные полимерные терминальные структуры образуются в результате фасциации, происходящей в самой верхней части соцветия, которая при крайнем выражении приводит к формированию двух и более равноправных терминальных цветков. Спектр варьирования терминальных структур *T. maritima* похож на таковой у *Potamogeton* и *Stuckenia*, хотя природа терминальных структур различна.

4. В двух линиях эволюции порядка Alismatales появление соцветий, постоянно имеющих терминальные цветки, вероятно, было связано с закреплением одного варианта из широкого спектра структур, развивавшегося на верхушке соцветий у предковых форм. Эти процессы были сопряжены с общей редукцией числа цветков в соцветии и числа органов в цветке.

5. У изученных мутантов *tfl1* и *tfl2* *A. thaliana* терминальный цветок и 1-3 сидячих верхних боковых цветка обычно тесно сближены между собой, но без потери индивидуальности каждого из них. Плотное расположение может приводить к редукции числа органов, уменьшению стабильности в их расположении и более частому появлению «гибридных» органов в терминальном и верхнем боковом цветках на границе их соприкосновения. Для боковых цветков мутантов *tfl1* и *tfl2* *A. thaliana* характерна задержка образования стадии закрытого бутона в процессе морфогенеза, а у терминального цветка – ее полное отсутствие.

6. В терминальных структурах *R. maritima* и одного из мутантов *A. thaliana* выявлены случаи инверсии полярности тычинок, связанные с общим изменением пространственной организации терминальных структур по сравнению с латеральными цветками типичного строения.

Литература

1. Аксенов Е.С. Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов // Биол. науки. – 1967. – № 11. – С. 125–126.
2. Беликов А.В., Гончаров И.А., Гончарова Н.Н. Алгоритмы использования оцифрованных изображений для создания обобщенного фотопортрета // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 23: антропология. – 2014. – № 1. – С. 74–83.
3. Ежова Т.А., Пенин А.А. Новый ген *BRATEA (BRA)*, контролирующий формирование открытого эбрактеозного соцветия у *Arabidopsis thaliana* // Генетика. – 2001. – Т.37, №7. – С. 935–938.
4. Квитко К.В. Асептическая культура *A. thaliana* (L.) Heynh. и перспективы ее использования в ботанических исследованиях // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер.: биология. – 1960. – Т. 15, №3. – С. 47–56.
5. Кузнецова Т.В. Методы исследования соцветия. 2. Концепция псевдоциклов // Бюл. МОИП, отд. биол. – 1985. – Т. 90, вып. 6. – С. 92–105.
6. Кузнецова Т.В. Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники. – 1991. – Сер. Ботаника, Т. 12. – С. 51–174.
7. Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия. Морфологическая классификация. – СПб.: Химико–фармацевтический институт, 1992. – 126 с.
8. Лапиров А.Г. Рдест гребенчатый // Биологическая флора Московской области. – М.: Издательство МГУ, 1995. – Вып. 11. – С. 37–56.
9. Лодкина М. М. Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза // Журн. общ. биологии. – 1983. – Т. 44. – №. 2. – С. 239–253.
10. Локк И.Э., Соколов Д.Д., Ремизова М.В. Изменчивость морфологии и васкулатуры соцветий *Ruppia maritima* (Ruppiaceae, Alismatales) // Труды VIII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – М.: МПГУ, 2009. – Т. 2. – С. 34–37.
11. Локк И.Э. Морфологическая изменчивость верхушек соцветий у представителей рода *Potamogeton* и возможные эволюционные преобразования соцветий в семействе Potamogetonaceae s.l. (Alismatales) // XII Московское совещание по филогении растений, посвященное 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана: материалы. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – С. 276–279.
12. Локк И.Э., Соколов Д.Д., Ремизова М.В. Лабильность морфогенеза репродуктивных органов *Ruppia maritima* (Ruppiaceae, Alismatales): от двух латеральных цветков к одному терминальному // Онтогенез. – 2011. — Т. 42, №4 – С. 285–299.

13. Локк И.Э. Аномальные соцветия *Ruppia cirrhosa* (Ruppiaceae, Alismatales): морфология, анатомия и развитие // Бот. журн. 2012. – Т. 97, № 3. – С. 345–356.
14. Локк И.Э., Пенин А.А., Рудалл П.Дж., Ремизова М.В., Соколов Д.Д. Анализ мутантов *tfl1-2* и *tfl2-1 Arabidopsis thaliana*, развивающих терминальный цветок // Тезисы докладов II (XI) Международной Ботанической Конференция молодых ученых в Санкт-Петербурге. – Санкт-Петербург, 2012. – С. 49.
15. Локк К.Э. Компьютерные методы суммирования изображений. Обобщенный и усредненный портреты // Вест. Моск. ун-та. Сер. 23: антропология. – 2011. – №1. – С. 37–44.
16. Лотова Л.И. Ботаника. Морфология и анатомия высших растений: учебник. – Изд. 3. – М.: КомКнига, 2007. – 512 с.
17. Маевский П.Ф. Флора средней полосы Европейской части России М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. – 600 с.
18. Мавродиев Е.В., Соколов Д.Д. О морфологии европейских видов Zannichelliaceae, Ruppiaceae и Zosteraceae // Бюл. МОИП, отд. биол. – 1998. – Т. 103, вып. 5. – С. 49–50.
19. Малета Ю.С., Тарасов В.В. Непараметрические методы статистического анализа в биологии и медицине. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982. – 180 с.
20. Мязметс А.А. Род *Potamogeton* // Флора европейской части СССР. – Т 4. – Л.: «Наука», 1979. – С. 175–192.
21. Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биол. – 1999. – Т. 60, № 1. – С. 60–79.
22. Нуралиев М.С., Соколов Д.Д. Васкулярная анатомия цветка как источник информации об эволюции покрытосеменных растений: история изучения и современные представления // Бот. журн. – 2014. – Т. 99, №2. – С. 129–158.
23. Пенин А.А., Чуб В.В., Ежова Т.А. Правила формирования терминального цветка // Онтогенез. – 2005. –Т. 36, № 2. – С. 90–95.
24. Ремизова М.В. Строение, развитие и эволюция цветка у некоторых примитивных однодольных: дисс... канд. биол. наук. – М., 2008. – 368 с.
25. Ремизова М.В., Локк И.Э., Соколов Д.Д., Рудалл П.Дж. Сравнительная морфология цветка некоторых представителей семейства Potamogetonaceae sensu Engler (Alismatales) // XII Московское совещание по филогении растений, посвященное 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана: материалы. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – С. 204–206.

26. Ремизова М.В., Локк И.Э. Васкулатура рацемозных соцветий базальных однодольных и филогенетическая значимость этого признака // Бот. журн. 2012. – Т. 97, №2. – С. 183–202.
27. Скрыбин К.Г., Алексеев Д.В., Ежова Т.А., Козлов В.Н., Кудрявцев В.Б., Носов М.В., Пенин А.А., Чуб В.В., Шестаков С.В., Шульга О.А. Определение типа и положения органов цветка: динамическая модель развития // Известия РАН, сер. биол. – 2006. Т. 33, № 6. – С. 523–535.
28. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. / Барыкина Р.П и др. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 2004. – 312 с.
29. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.; Л.: Наука, 1966. – 611 с.
30. Тахтаджян А.Л. Система Магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
31. Тимонин А.К. Почему в эволюционно–морфологических построениях мы склонны замечать преимущественно редукции? // Журн. общ. биол. — 1993. — Т. 54, № 1. — С. 104–114.
32. Тимонин А.К. Ботаника. – Т. 3: Высшие растения. – М.: Издательский центр «Академия», 2006. – 352 с.
33. Папченков В.Г., Щербаков А.В. сем. Potamogetonaceae // Маевский П.Ф. Флора средней полосы Европейской части России. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. – С. 53–58.
34. Папченков В.Г., Щербаков А.В., Хлызова Н.Ю. сем. Potamogetonaceae // Маевский П.Ф. Флора средней полосы Европейской части России. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. – С. 447–453.
35. Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. 295 с.
36. Федорова Т.А. Морфология соцветий – М., 2006. – 97 с. (Летняя учебно–производственная практика по ботанике. Часть 4.)
37. Цвелев Н.Н. Сем. Juncaginaceae, Род *Groenlandia*, Сем. Ruppiaceae // Флора европейской части СССР. – Т 4. Л.: «Наука», 1979. – С. 171–172, 176, 192–194.
38. Цвелев Н.Н. Сем. Scheuchzeriaceae, сем. Juncaginaceae, сем. Potamogetonaceae, сем. Ruppiaceae, сем. Posidoniaceae // Жизнь растений. – Т. 6: Цветковые растения. – М.: Просвещение, 1982. – С. 26–35, 41–42.
39. Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений северо–западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). – СПб.: Изд-во СПб. Гос. Химико–фармацевтической академии, 2000. – 781 с.

40. Чуб В.В., Пенин А.А. Структура цветка *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.: разметка положения органов // Онтогенез. – 2004. – Т. 35, №4. – С. 280–284.
41. Чуб В.В. Роль позиционной информации в регуляции развития органов цветка и листовых серий побегов: дисс... докт. биол. наук. – М., 2009. – 231 с.
42. Чуб В.В. Роль позиционной информации в регуляции развития органов цветка и листовых серий побегов. — М.: Бином, 2010. — 263 с.
43. Чуб В.В., Синюшин А.А. Фасциация цветка и побега: от феноменологии к построению моделей преобразования апикальной меристемы // Физиология растений. – 2012. – Т. 59, № 4. – С. 574–590.
44. Шипунов А. Б. Система цветковых растений: синтез традиционных и молекулярно-генетических подходов // Журн. общ. биол. — 2003. — Т. 64. — №. 6. — С. 493–507.
45. Юзепчук С.В. Сем. Potamogetonaceae // Флора СССР. – Т. 1. – Л.: Изд-во АН СССР, 1934. – С. 229–263.
46. Aloni R. The induction of vascular tissues by auxin and cytokinin // Plant hormones: physiology, biochemistry and molecular biology / ed. P.J. Davies. – 2nd edn. – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1995. – P. 471– 492.
47. Altamura M.M. Development of the vascular system in the inflorescence stem of *Arabidopsis* // New Phytol. – 2001. – Vol. 151. – P. 381–389.
48. Alvarez J., Guli C.L., Yu X.-H., Smyth D.R. Terminal flower: a gene affecting inflorescence development in *Arabidopsis thaliana* // Plant J. – 1992. – Vol. 2, №1. – P. 103–116.
49. Ambrose B.A., Espinosa-Matías S., Vázquez-Santana S., Vergara-Silva F., Márquez-Guzmán J., Alvarez-Buylla E.R. Comparative floral developmental series of the Mexican triurids support a euanthial interpretation for the unusual floral structures of *Lacandonia schismatica* (Lacandoniaceae) // Amer. J. Bot. – 2006. – Vol. 93. – P. 15–35.
50. Angiosperm Phylogeny Group (APG II). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. Journ. Linn. Soc. – 2003. – Vol. 141. – P. 399–436.
51. Angiosperm Phylogeny Group (APG III). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. Journ. Linn. Soc. – 2009. – Vol. 161. – P. 105–121.
52. Arber A. Studies in flower morphology. I. On some structural features of the cruciferous flower. – New Phytol. – 1931. – Vol. 30. – P. 11–41.
53. Arber A. Studies in flower structure. I. On a peloria of *Digitalis purpurea* L. // Ann. Bot. – 1932. – Vol. 46, №184. – P. 929–939.

54. Ariyaratna M., Takamure I., Kato K. Plant architecture and its responses to high planting density and low fertilizer of reduced culm number // J. Plant Breed. Crop Sci. – 2011. – Vol. 3, № 7. – P. 114–119.
55. Bateman R.M., DiMichele W.A. Generating and filtering major phenotypic novelties: neoGoldschmidtian saltation revisited // Developmental Genetics and Plant Evolution / eds. Cronk Q.C.B., Bateman R.M., Hawkins J.A. – London: Taylor a. Francis, 2002. – P. 109–159.
56. Bateman R.M., Rudall P.J. The good, the bad, and the ugly: using naturally occurring terata to distinguish the possible from the impossible in orchid floral evolution // Aliso. – 2006. – Vol. 22. – P. 481–496.
57. Berleth T., Mattsson J. Vascular development: tracing signals along veins // Curr. Opin. Plant. Biol. – 2000. – Vol. 3. – P. 406–411.
58. Berleth T., Mattsson J., Hardtke C. S. Vascular continuity and auxin signals // Trends Plant Sci. – 2000. – Vol. 5, № 9. – P. 387–393.
59. Boke N.H., Ross R.G. Fasciation and dichotomous branching in *Echinocereus* (Cactaceae) // Amer. J. Bot. – 1978. – V. 65, № 5. – P. 522–530.
60. Bomblies K., Wang R.L., Ambrose B.A., Schmidt R.J., Meeley R.B., Doebley J. Duplicate *FLORICAULA/LEAFY* homologs *zfl1* and *zfl2* control inflorescence architecture and flower patterning in maize // Development. – 2003. – Vol. 130. – P. 2385–2395.
61. Bowman J.L., Eshed Y., Formation and maintenance of the shoot apical meristem // Trends Plant Sci. – 2000. – Vol. 5, № 3. – P. 110–115.
62. Bradley D., Carpenter R., Copsey L., Vincent C., Rothstein S., Coen E. Control of inflorescence architecture in *Antirrhinum* // Nature. – 1996. – Vol. 379. – P. 791–797.
63. Bradley D., Ratcliffe O., Vincent C., Carpenter R., Coen E. Inflorescence commitment and architecture in *Arabidopsis* // Science – 1997. – Vol. 275. – P. 80–83.
64. Bull-Hereñu K., Claßen-Bockhoff R. Ontogenetic course and spatial constraints in the appearance and disappearance of the terminal flower in inflorescences // Int. J. Plant Sci. – 2011. – Vol. 172, № 4. – P. 471–498.
65. Bull-Hereñu K., Claßen-Bockhoff R. Testing the ontogenetic base for the transient model of inflorescence development // Ann. Bot. – 2013. – Vol. 112, №. 8. – P. 1543–1551.
66. Buzgo M., Endress P.K. Floral structure and development of Acoraceae and its systematic relationships with basal angiosperms // Int. J. Plant Sci. – 2000. – Vol. 161, № 3. – P. 23–41.
67. Buzgo M., Soltis D.E., Soltis P.S., Kim S., Ma H., Hauser B.A., Leebens-Mack J., Johansen B. Perianth development in the basal monocot *Triglochin maritima* (Juncaginaceae) // Aliso. – 2006. – Vol. 22. – P. 107–126.

68. Ceccarelli M., Sarri V., Minelli S., Gelati M.T. Characterization of two families of tandem repeated DNA sequences in *Potamogeton pectinatus* L. // *Genom.* – 2008. – Vol. 51. – P. 871-877.
69. Chang L., Wu L., Chen Y., Ku L., Yang S., Zhang S., Wang X., Wei X. Expression and functional analysis of the *ZCN1* (*ZmTFL1*) gene, a *TERMINAL FLOWER1* homologue that regulates the vegetative to reproductive transition in maize // *Plant Mol. Biol. Rep.* – 2012. – Vol. 30. P. 55–66.
70. Charlton W.A. Features of the inflorescence of *Triglochin maritima* // *Can. J. Bot.* – 1981. – Vol. 59. – P. 2108–2115.
71. Charlton W.A., Posluszny U. Meristic variation in *Potamogeton* flowers // *Bot. J. Linn. Soc.* – 1991. – Vol. 106. – P. 265–293.
72. Coen E.S., Meyerowitz E.M. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. – *Nature.* – 1991. – Vol. 353. – P. 31–37.
73. Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. – Bronx: New York Botanic Garden Press, 1988. – 555 p.
74. Dandy J.E. *Ruppia* L. // *Flora Europaea.* – Vol. 5: Alismataceae to Orchidaceae (Monocotyledones). – Cambridge: Cambridge University press, 1980. – P. 11.
75. Danilevskaya O.N., Meng X., Ananiev E.V. Concerted modification of flowering time and inflorescence architecture by ectopic expression of *TFL1*-like genes in maize // *Plant Physiol.* – 2010. – Vol. 153. – P. 238–251.
76. Eig A., Zohary M., Feinbrun N. Analytical flora of Palestine. –Ed. 2. –Jerusalem, 1948. – 504 p.
77. Endress P.K. Evolutionary trends in the Hamamelidales–Fagales–group // *Plant Syst. Evol. Suppl.* – 1977. – Vol. 1. – P. 321–347.
78. Endress P. K. Evolution and floral diversity: the phylogenetic surrounding of *Arabidopsis* and *Antirrhinum* // *Int. J. Plant Sci.* – 1992. – Vol. 153, № 3. – P. 106–122.
79. Endress P.K. Major traits of monocot flowers // *Monocotyledons: systematics and evolution* / ed. P.J. Rudall, P.J. Cribb, D.F. Cutler, C.J. Humphries. – Kew: Royal Botanic Gardens, 1995. – P. 43–79.
80. Endress P.K. Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms // *J. Syst. Evol.* – 2010. – Vol. 48, No. 4. – P. 225–239.
81. Estabrook G.F. Does common equal primitive? // *Syst. Bot.* – 1977. – Vol. 2, № 1. – P. 36–42.

82. Ewart A.J. First stage botany as illustrated by flowering plants: for the first stage examination of the Board of Education, 2nd ed. – London: W.B. Clive; Univ. Tutorial Press, 1907. – 328 p.
83. Frohlich M.W. Common-is-primitive: a partial validation by tree counting // Syst. Bot. – 1987. – Vol. 12, № 2. – P. 217–237.
84. Gamero J.C. Observaciones sobre la biología floral y morfología de la Potamogetonacea «*Ruppia cirrhosa*» (Petag.) Grande (= «*R. spiralis*» L. ex Dum) // Darwiniana. – T. 14, №4. – P. 575–607.
85. Gay M.J. Études organographiques sur la famille des Potamées. Première mémoire: sur les genres *Potamogeton*, *Spirillus* et *Groenlandia* // Compt. Rendus Acad. Sci. – 1854. – Vol. 38. – P. 702–705.
86. Gerard J. The herball or generall historie of plantes. – London: I. Norton, 1597. – 612 p.
87. Gifford E.M., Foster A.S. Morphology and evolution of vascular plants. – New York: W.H. Freeman, 1989. – 630 p.
88. Goebel K. Organography of plants. English edition by I.B. Balfour. – Oxford: The Clarendon Press, 1900. – Vol.1. – 270 p.
89. Hagemann W. Weitere Untersuchungen zur Organisation des Sproßscheitelmeristems; der Vegetationspunkt traubiger Floreszenzen // Bot. Jahrb. – 1963. – Bd. 82, № 3. – S. 273–315.
90. Haston E., Richardson J.E., Stevens P.F., Chase M.C., Harris D.J. A linear sequence of Angiosperm Phylogeny Group II families // Taxon. – 2007. – Vol. 56, № 1. – P. 7–12.
91. Haynes R.R. Ruppiaceae // Flora of North America. – Vol. 22. – New York: Oxford University Press, 2000. – P. 75–76.
92. Hegelmaier F. Ueber die Entwicklung der Blüthentheile von *Potamogeton* // Bot. Zeit. – 1870. – № 18. – P. 283–320.
93. Hempel F.D., Feldman L.J. Bi-directional inflorescence development in *Arabidopsis thaliana*: acropetal initiation of flowers and basipetal initiation of paraclades // Planta – 1994. – Vol. 192. – P. 276–286.
94. Hempel F.D., Welch D.R., Feldman L.J. Floral induction and determination: where is flowering controlled? // Trends Plant Sci. – 2000. – Vol. 5, No. 1. – P. 17–21.
95. Hensel L.L., Nelson M.A., Richmond T.A., Bleecker A.B. The fate of inflorescence meristems is controlled by developing fruits in *Arabidopsis* // Plant Physiol. – 1994. – Vol. 106. – P. 863–876.
96. Hus H. Fasciations of known causation // Amer. Nat. – 1908. – Vol. 42, № 494. – P. 81–97.

97. Igersheim A., Buzgo M., Endress P.K. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // Bot. Journ. Linn. Soc. – 2001. – Vol. 136. – P. 1–16.
98. Ito Y., Ohi-Toma T., Murata J., Tanaka N. Hybridization and polyploidy of an aquatic plant, *Ruppia* (Ruppiaceae), inferred from plastid and nuclear DNA phylogenies // Amer. J. Bot. – 2010. – Vol. 97, №7. – P. 1156–1167.
99. Ito Y., Ohi-Toma T., Murata J., Tanaka N. Comprehensive phylogenetic analyses of the *Ruppia maritima* complex focusing on taxa from the Mediterranean // J. Plant Res. – 2013. – Vol. 26. – P. 753–762.
100. Jacobs S.W.L., Brock M.A. Ruppiaceae // Flora of Australia. Vol. 39 / ed. A. Wilson. Melbourne: CSIRO, 2011. – P. 95–98.
101. Janssen T., Bremer K. The age of major monocot groups inferred from 800+ *rbcL* sequences // Bot. Journ. Linn. Soc. – 2004. – Vol. 146. – P. 385–398.
102. Jonsson G. Recherches ontogéniques sur une anomalie spontanée du *Stapelia*, la fasciation en éventail. La creation d'un axe fascié. La défasciation. // Rev. gén. bot. – 1969. – Vol. 76. – P. 37–74.
103. Jonsson G., Gorenflot R. Etude comparée de divers aspects structuraux de la fasciation en éventail (*Stapelia variegata* L., *Armeria maritima* (Miller) Willd., *Plantago coronopus* L.) // Bull. Soc. bot. Fr., Mém. – 1970. – Vol. 117. – P. 113–142.
104. Kang J., Tang J., Donnelly P., Dengler N. Primary vascular pattern and expression of *ATHB-8* in shoots of *Arabidopsis* // New Phytol. – 2003. – Vol. 158. – P. 443–454.
105. Kaufmann K., Muin J.M., Jauregui R., Airoidi C.A., Smaczniak C., Krajewski P., Angenent G.C. Target genes of the MADS transcription factor *SEPALLATA3*: integration of developmental and hormonal pathways in the *Arabidopsis* flower // PLoS Biology. – 2009. – Vol. 7, № 4. – P. 854–875.
106. Kaul B.R. Meristic and organogeneitic variation in *Ruppia occidentalis* and *R. maritima* // Int. J. Plant Sci. – 1993. – Vol. 154, № 3. – P. 416–424.
107. Kaya H., Shibahara K., Taoka K., Iwabuchi M., Stillman B., Araki T. *FASCIATA* genes for chromatin as_ssembly Factor–1 in *Arabidopsis* maintain the cellular organization of apical meristems // Cell. – 2001. – V. 104. – P. 131–142.
108. Knox A.A. The induction, development and heritability of fasciations // Carnegie Institution Washington, Pub. № 98. 1909. – P. 3–18.
109. Kyoizuka J., Konishi S., Nemoto K., Izawa T., Shimamoto K. Down-regulation of *RFL*, the *FLO/LFY* homolog of rice, accompanied with panicle branch initiation // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1998. – Vol. 95. – P. 1979–1982.

110. Lacroix C.R., Kemp J.R. Developmental morphology of the androecium and gynoecium in *Ruppia maritima*: considerations for pollination // Aquatic Bot. – 1997. – Vol. 59. – P. 253–262.
111. Larsson A.S., Landberg K., Meeks-Wagner D.R. The terminal flower (*TFL2*) gene controls the reproductive transition and meristeme identity in *Arabidopsis thaliana* // Genetics. – 1998. – Vol. 149. – P. 597–605.
112. Laufs P., Grandjean O., Jonak C., Kiku K., Traas J. Cellular parameters of the shoot apical meristem in *Arabidopsis* // Plant Cell. – 1998. – Vol. 10. – P. 1375–1390.
113. Les D. H., Tippery N.P. In time and with water... the systematics of alismatid monocotyledons // Early Events in Monocot Evolution / ed. P. Wilkin, S.J. Mayo. – Cambridge: Cambridge University Press, 2013. – P. 118–164.
114. Leyser H.M.O., Furner I.J. Characterisation of three shoot apical meristem mutants of *Arabidopsis thaliana* // Development. – 1992. – Vol. 116. – P.397–403.
115. Liljegren S.J., Brown C.G., Pinyopich A., Ditta G.S., Yanofsky M.F. Interactions among *APETALA1*, *LEAFY*, and *TERMINAL FLOWER1* specify meristem fate // Plant Cell. – 1999. – Vol. 11. – P. 1007–1018.
116. Linnaeus C. Philosophia botanica. – Stockholmiae: Godofr. Kiesewetters, 1751. – 216 p.
117. Lock I.E. Morphology and vascular anatomy of terminal structures in inflorescences of *Triglochin* (Juncaginaceae, Alismatales) // Early events in monocot evolution. A joint meeting of the Linnean Society of London and Royal Botanic Gardens, Kew: abstracts. - Kew: Royal Botanic Gardens, 2010. – P. 18.
118. Lock I.E., Sokoloff D.D., Rudall P.J., Remizowa M.V. Morphological nature of terminal flower-like structures in *Potamogeton*: evidence from vasculature // The Fourth International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons & The Fifth International Symposium on Grass Systematics and Evolution: abstracts. – Copenhagen: University of Copenhagen, 2008. – P. 39.
119. Lock I.E., Ashurkova L.D., Belova O.A., Kvasha I.G., Chashkina N.B., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. A continuum between open and closed inflorescences? Inflorescence tip variation in *Potamogeton* (Potamogetonaceae: Alismatales) // Wulfenia. – 2009. – Vol. 16. – P. 33–50.
120. Lock I.E., Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Rudall P.J. Flower identity and organ identity in terminal flower-like structures of basal monocots: evidence from anatomy // 3rd Euro Evo Devo (EED) Conference, 6-9 July 2010: abstracts. – Paris, 2010. – P. 216.
121. Lock I.E., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. Different patterns of variation of inflorescence structure in two species of *Ruppia* (Ruppiaceae, Alismatales) // Young Systematists' Forum: abstract. – London, 2011. – P.17.

122. Lock I.E., Penin A.A., Rudall P.J., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. Inflorescence development, vasculature and patterns of terminal flower formation in mutants of *Arabidopsis* (*tfl 1-2* and *tfl 2-1*) // 21st International Symposium «Biodiversity and Evolutionary Biology» of the German Botanical Society (DBG), September 16th-19th 2012. – Mainz: Johannes Gutenberg Universität, 2012. – P. 50.
123. Lock I.E., Penin A.A., Rudall P.J., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. Patterns of terminal flower formation in mutants of *Arabidopsis* and in natural populations of some basal monocots // Euro Evo Devo, Lisbon 2012 July 10-13: abstract book. – Lisbon: Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, 2012. – P. 200.
124. Lock I.E., Sokoloff D.D., Rudall P.J., Remizowa M.V. Flower-like and abnormal structures at inflorescence tip in *Potamogeton* (Potamogetonaceae: Alismatales): by-products of morphogenesis? // Functional plant anatomy: abstract. – M.: MAK Press, 2013. – P. 106-108.
125. Lock I.E., Sokoloff D.D., Remizowa M.V. Morphology and vasculature of inflorescence tips in Potamogetonaceae (Alismatales) // BioDivEvo 2014: abstracts. – Dresden: Technische Universität Dresden, 2014. – P. 120-121.
126. Lohmann J.U., Hong R.L., Hobe M., Busch M.A., Parcy F., Simon R., Weigel D. A molecular link between stem cell regulation and floral patterning in *Arabidopsis* // Cell. – 2001. – Vol. 105. P. 793–803.
127. Luo D., Carpenter R., Vincent C., Copsey L., Coen E. Origin of asymmetry in *Antirrhinum* // Nature. – 1995. – Vol. 383. – P. 794–799.
128. Malcomber S.T., Preston J.C., Reinheimer R., Kossuth J., Kellogg E.A. Developmental gene evolution and the origin of grass inflorescence diversity // Botanical Research. – 2006. Vol. 44. – P. 426–481.
129. Mandel A.M., Yanofsky M.F. A gene triggering flower formation in *Arabidopsis* // Nature. – 1995. – Vol. 377. – P. 522–524.
130. Mannino A.M., Menéndez M., Obrador B., Sfriso A., Triest L. The genus *Ruppia* L. (Ruppiaceae) in the Mediterranean region: An overview // Aquatic Botany. – 2015. – Vol. 124. – P. 1–9.
131. Maresquell H.-J. Le thème évolutif des complex d'inflorescences. Son aptitude a susciter des problèmes nouveaux // Bull. Soc. Bot. Fr. 1970. T. 117, № 1–2. P. 1–4.
132. Masters M.T. Vegetable teratology. – London: Robert Hardwicke, 1869. – 534 p.
133. Miki S. Origin of *Najas* and *Potamogeton* // Bot. Mag. (Tokyo). – 1937. – Vol. 51, № 606. – P. 290–298.
134. Meyen S.V. Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. Rev. – 1973. – Vol. 39, № 3. – P. 205–260.

135. Moquin-Tandon A. *Eléments de tératologie végétale*. – Paris: P.-J. Loss, Libraire-Éditeur, 1841. – 403 p.
136. Nakagawa M., Shimamoto K., Kyoizuka J. Overexpression of *RCN1* and *RCN2*, rice *TERMINAL FLOWER 1/CENTRORADIALIS* homologs, confers delay of phase transition and altered panicle morphology in rice // *The Plant Journ.* – 2002. – Vol. 29, № 6. – P. 743–750.
137. Nunes E.L.P., de Limab M.C., de Chiara Moço M.C., Coana A.I. Floral developmental in *Potamogeton* (Potamogetonaceae, Alismatales) with emphasis of gynoecial feature // *Aquatic botany*. – 2012. – Vol. 100. – P. 56–61.
138. Parcy F. Flowering: a time for integration // *Int. J. Dev. Biol.* – 2005. – Vol. 49. – P. 585–593.
139. Penin A.A., Logacheva M.D. Correlation between number and position of floral organs in *Arabidopsis* // *Ann. Bot.* – 2011. – Vol. 108 – P. 123–131.
140. Petersen G., Seberg O., Cuenca A., Stevenson D.W., Thadeo M., Davis J.I., Graham S., Ross T.G. Phylogeny of Alismatales (Monocotyledons) and the relationship of *Acorus* (Acorales?) // *Cladistics*. – 2015. – in press.
141. Posluszny U. Unicarpellate floral development in *Potamogeton zosteriformis* // *Can. J. Bot.* – 1981. – Vol. 59. – P. 495–504.
142. Posluszny U., Sattler R. Floral development of *Potamogeton densus* // *Can. J. Bot.* – 1973. – Vol. 51. – P. 647–656.
143. Posluszny U., Sattler R. Floral development of *Ruppia maritima* var. *maritima* // *Can. J. Bot.* – 1974a. – Vol. 52. – P. 1607–1612.
144. Posluszny U., Sattler R. Floral development of *Potamogeton richardsonii* // *Amer. J. Bot.* – 1974b. – Vol. 61, № 2. – P. 209–216.
145. Prenner G., Vergara-Silva F., Rudall P.J. The key role of morphology in modelling inflorescence architecture // *Trends Plant Sci.* – 2009. – Vol. 14. – P. 302–309.
146. Prusinkiewicz P., Erasmus Y., Lane B., Harder L.D., Coen E. Evolution and development of inflorescence architectures // *Science*. – 2007. – Vol. 316. – P. 1452–1456.
147. Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J. Patterns of floral structure and orientation in *Japonolirion*, *Narthecium*, and *Tofieldia* // *Aliso*. – 2006. – Vol. 22. – P. 159–171.
148. Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J. Evolutionary history of the monocot flower // *Ann. Missouri Bot. Gard.* – 2010a. – V. 97, № 4. – P. 617–645.
149. Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Lock I.E., Rudall P.J. Floral vasculature contradicts homology of the angiosperm flower with vegetative shoots // 3rd Euro Evo Devo (EED) Conference, 6–9 July 2010: abstracts. – Paris, 2010b. – P. 238–239.

150. Remizowa M.V., Lock I.E., Sokoloff D.D., Rudall P.J. Comparative floral morphology in Posidoniaceae and Ruppiaceae (Alismatales) // Early events in monocot evolution. A joint meeting of the Linnean Society of London and Royal Botanic Gardens, Kew: abstracts. – Kew: Royal Botanic Gardens, 2010c. – P. 8-9.
151. Remizowa M.V., Choob V.V., Lock I.E., Sokoloff D.D., Rudall P.J. Racemose inflorescences in monocots: diversity, development and evolution // XVIII International Botanic Congress: abstracts. – Melbourne, 2011. – P. 206-207.
152. Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J. Patterns of bract reduction in racemose inflorescences of early-divergent monocots // Early events in monocots evolution / ed. P. Wilkin, S.J. Mayo. – Cambridge: Cambridge University Press, 2013a. – Vol. 83. – P. 185–207.
153. Remizowa M.V., Rudall P.J., Choob V.V., Sokoloff D.D. Racemose inflorescences of monocots: structural and morphogenetic interaction at the flower/inflorescence level. // –Ann. Bot. – 2013b. – Vol. 112. – P. 1553–1566.
154. Rodrigues R.S., Irgang B.E. Potamogetonaceae Dumort. in Rio Grande do Sul, Brasil // Inheringia, ser. Bot. – 2001. – №56. – P. 3–49.
155. Rudall P.J. Monocot pseudanthia revisited: floral structure of the mycoheterotrophic family Triuridaceae // Int. J. Plant Sci. – 2003. – Vol. 164, suppl. 5. – P. S307–S320.
156. Rudall P.J. Fascicles and filamentous structures: Comparative ontogeny of morphological novelties in Triuridaceae // Int. J. Plant Sci. – 2008. – V. 169. – P. 1023–1037.
157. Rudall P.J., Bateman R.M. Evolutionary change in flowers and inflorescences: evidence from naturally occurring terata // Trends Plant Sci. – 2003. – Vol. 8, № 2. – P. 76–82.
158. Rutishauser R., Peisl P. Phyllotaxy // Encyclopedia of life sciences. – Macmillan Publishers Ltd, Nature Publishing Group, 2001. – P. 1–6.
159. Shannon S., Meeks–Wagner D.R. A Mutation in the *Arabidopsis TFL1* gene affects inflorescence meristem development // Plant Cell. – 1991. – Vol. 3. – P. 877–892.
160. Shannon S., Meeks–Wagner D.R. Genetic interactions that regulate inflorescence development in *Arabidopsis* // Plant Cell. – 1993. – Vol. 5. – P. 639–655.
161. Sell Y. Les complexes inflorescences des quelques Acanthacées. Étude particulière des phénomènes de condensation, de racémisation, d'homogénéisation et de troncation // Ann. Sci. Nat. Bot. – 1969. – T. 10. – P. 225–300.
162. Singh V. Morphological and anatomical studies in Helobiae. II Vascular anatomy of the flower of Potamogetonaceae // Bot. Gaz. – 1965. – Vol. 126, № 2. – P. 137–144.
163. Smaczniak C., Immink R. G. H., Muiño J.M., Blanvillain R., Busscher M., Busscher–Lange J., Dinh Q. D. (P.), Liu S., Westphal A.H., Boeren S., Parcy F., Xuh L., Carles C.C., Angenent G.C., Kaufmann K. Characterization of MADS–domain transcription factor complexes

- in *Arabidopsis* flower development // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2012. – Vol. 109, №5. – P. 1560–1565.
164. Smyth D.R., Bowman, Meyerowitz E.M. Early flower development in *Arabidopsis* // Plant cell. – 1990. – Vol. 2. – P. 755–767.
 165. Sokoloff D.D., Rudall P.J., Remizowa M.V. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research // J. Exp. Bot. – 2006. – Vol. 57, № 13. – P. 3517–3530.
 166. Sokoloff D.D., Oskolski A.A., Remizowa M.V., Nuraliev M.S. Flower structure and development in *Tupidanthus calyptratus* (Araliaceae): An extreme case of polymery among asterids // Plant Syst. Evol. – 2007. – V. 268. – P. 209–234.
 167. Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Rudall P.J. Regulation of flower development in Umbelliferae: evidence from terminal flowers of *Chaerophyllum* // The programme and proceedings of the 6th International Symposium on Apiales. – 2008. – Moscow: KMK Press. – P. 63–65.
 168. Schultz E.A., Haughn G.W. Genetic analysis of the floral initiation process (FLIP) in *Arabidopsis* // Development. – 1993. – Vol. 119. – P. 745–765.
 169. Sun K., Zhang Z.-Y., Chen J.-K. Floral organogenesis of *Potamogeton distinctus* A. Benn (Potamogetonaceae) // Acta Phytotax. Sin. – 2000. – Vol. 38, № 6. – P. 528–531.
 170. Takhtajan A. Evolutionary trends in flowering plants. – New York: Columbia University press, 1991. – 241 p.
 171. Takhtajan A. Flowering plants. – 2nd edn. – New York: Springer, 2009. – 871 p.
 172. Teo Z.W.N., Song S., Wang Y.Q., Liu J., Yu H. New insights into the regulation of inflorescence architecture // Trends Plant Sci. – 2014. – Vol. 19, №. 3. – P. 158–165.
 173. Tomlinson P.B. Helobiae (Alismatidae) // Anatomy of the monocotyledons / ed. C.R. Metcalfe. – Oxford: Clarendon press, 1982. – Vol. 7. – P. 1–559.
 174. Theißen G. Saltational evolution: hopeful monsters are here to stay // Theory Biosci. – 2009. – Vol. 128. – P. 43–51.
 175. Troll W. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. – Jena: Gustav Fischer Verlag, 1964. – 615 S.
 176. Tucker S.C., Grimes J. The inflorescence: introduction // Bot. Rev. – 1999. – Vol. 65, №4. – P. 303–316.
 177. Uhl N.W. Studies in the floral morphology and anatomy of certain members of the Helobiae: Ph.D. dissertation. – Ithaca: Cornell University, 1947. – 137 p.
 178. Watrous L.E., Wheeler Q.D. The outgroup comparison method of character analysis // Syst. Zool. – 1981. – Vol. 30, №1. – P. 1–11.

179. Weberling F. Typology of inflorescences // J. Linn. Soc. (Bot.). – 1965. – Vol. 59, № 378. – P. 215–221.
180. Weberling F. Fundamental features of modern inflorescence morphology // Bothalia. – 1983. – Vol. 14, № 3–4. – P. 917–922.
181. Weberling F. Morphology of flowers and inflorescences. – Cambridge, 1989. – 423 p.
182. Weigel D., Alvarez J., Smyth D.R., Yanofsky M.F., Meyerowitz E.M. *LEAFY* controls floral meristem identity in *Arabidopsis* // Cell. – 1992. – Vol. 69. – P. 643–659.
183. Weigel D., Meyerowitz E.M. The ABCs of floral homeotic genes // Cell. – 1994. – Vol. 78. – P. 203–209.
184. Wiegand G., Kaplan Z. An account of the species of *Potamogeton* L. (Potamogetonaceae) // Folia Geobot. – 1998. – Vol. 33. – P. 241–316.
185. White O.E. Fasciation // Bot. Rev. – 1948. – Vol. 14. – P. 319–358.
186. Worsdell W. C. Fasciation — its meaning and origin. // New Phytol. – 1905. – Vol. 4. – P. 55–74.
187. Yu S., den Hartog C. Taxonomy of the genus *Ruppia* in China // Aquatic botany – 2014. – Vol. 119. – P. 66–72.
188. Zar J.H. Biostatistical analysis. – Ed. 5. – New Jersey: Pearson Education, 2010. – 944 p.

Приложение.

Таблица 2. Список изученных образцов представителей порядка Alismatales (часть 1).

Изученные виды	Место сбора, дата сбора и коллекторы
<i>Groenlandia densa</i> (L.) Fourr. (= <i>Potamogeton densus</i> L.)	Германия, Тюрингия, Jena, Wöllnitz Dorfteich, 10 августа 2010 г., Г.В. Дегтярева
<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieber	1) Россия, г. Москва, пруд Большой Очаковский, 10 июня 2009 г., И.Э. Локк 2) Московская обл., Талдомский р-н, координаты N 56°40'253" E 37°48'647", июль 2008 г., И.Э. Локк
<i>Potamogeton crispus</i> L.	1) Россия, Москва, Большой Очаковский пруд, 10 июня 2009 г., И.Э. Локк 2) Россия, Московская обл., около г. Дубна, озеро Лебяжье, 4 июля 2008 г., И.Э. Локк 3) Россия, Московская обл., Щелковский р-н, около с. Каблуково, река Воря, 13 июня 2009 г., И.Э. Локк
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb.	1) Россия, Республика Карелия, Лоухский р-н, в окрестностях Беломорской Биологической станции на озеро Нижнее Ершовское, 7 июля 2003 г., Д.Д. Соколов и М.В. Ремизова 2) Россия, Мурманская обл., Кандалакшский р-н, на о-ве Великом в озеро Морцы, июль 2003 г., Д.Д. Соколов и М.В. Ремизова
<i>Potamogeton gramineus</i> L.	Россия, Московская обл., Талдомский р-н, мелиорированное болото между д. Окаемово и д. Розалемово, июль 2008, И.Э. Локк
<i>Potamogeton lucens</i> L.	1) Россия, Воронежская обл., Новоусманский р-н, река Усманка в окрестностях учебно-научного центра Веневитиново Воронежского государственного университета, июнь 2006 г., И.Э. Локк, Л.Д. Ашуркова, О. А. Беловой, И.Г. Кваша и Н.Б. Чашкина 2) Россия, Московская обл., Одинцовский р-н, река Москва в районе Звенигородской биологической станции МГУ, июнь 2007 г., И.Э. Локк 3) Россия, Воронежская обл., Новоусманский р-н, река Усманка в окрестностях учебно-научного центра Веневитиново Воронежского государственного университета, июнь 2009 г., И.Э. Локк
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	1) Россия, Московская обл., около г. Дубна, Лебяжье озеро, 4 июля 2008 г., И.Э. Локк 2) Россия, Московская обл., Щелковский р-н, близ с. Каблуково, река Воря, 13 июня 2009 г., И.Э. Локк
<i>Potamogeton praelongus</i> Wulfen	Россия, Московская обл., г. Фрязино, озеро Большое, 13 июня 2009 г., И.Э. Локк

Таблица 3. Список изученных образцов представителей порядка Alismatales (часть 2).

Изученные виды	Место сбора, дата сбора и коллекторы
<i>Potamogeton natans</i> L.	1) Россия, Воронежская обл., Новоусманский р-н, река Усманка в окрестностях учебно-научного центра Вeneвитиново Воронежского государственного университета, июнь 2006 г., И.Э. Локк, Л.Д. Ашуркова, О. А. Белова, И.Г. Кваша и Н.Б. Чашкина 2) Россия, Московская обл., Одинцовский р-н, река Москва в районе Звенигородской биологической станции МГУ, июнь 2007 г., И.Э. Локк 3) Россия, Воронежская обл., Новоусманский р-н, река Усманка в окрестностях учебно-научного центра Вeneвитиново Воронежского государственного университета, июнь 2009 г., И.Э. Локк
<i>Stuckenia pectinata</i> (L.) Börner (= <i>Potamogeton pectinatus</i> L.)	1) Россия, г. Москва, пруд Большой Очаковский, 10 июня 2009 г., И.Э. Локк 2) Россия, Республика Карелия, Лоухский р-н, в окрестностях Беломорской биологической станции, озеро Нижнее Ершовское, 7 июля 2003 года, Д.Д. Соколов и М.В. Ремизова
<i>Triglochin maritima</i> L.	Россия, Республика Карелия, Лоухский р-н, пос. Приморский, полуостров Киндо, на Беломорской биологической станции МГУ на верхней литорали, июль 2006, Д.Д. Соколов и М.В. Ремизова
<i>Triglochin palustris</i> L.	Россия, Республика Карелия, Лоухский р-н, пос. Приморский, полуостров Киндо, на Беломорской биологической станции МГУ на заболоченном приморском лугу, июль 2006, Д.Д. Соколов и М.В. Ремизова
<i>Ruppia cirrhosa</i> (Petagna) Grande	1) Израиль, окрестности г. Хайфа, соленая лагуна вблизи берега моря, 2 мая 2008 г., Д.Д. Соколов и М.В. Ремизова 2) Россия, Ростовская область, озеро Маныч, июль 2009 г., Н.А. Вислобоков, М.А. Левина, П.А. Сутягина, Е.А. Кузьмичева
<i>Ruppia maritima</i> L.	Россия, Республика Карелия, Лоухский р-н, в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ: 1) соленое озеро на Зеленом мысе, июль 2006 г., Д.Д. Соколов и М.В. Ремизова 2) на верхней литорали о-ва Покормежный, июль 2006 г., Д.Д. Соколов и М.В. Ремизова 3) на верхней литорали Кислой губы и на верхней литорали Ермолинской губы, июль 2008 г., Д.Д. Соколов и М.В. Ремизова 4) на верхней литорали Ермолинской губы, июль 2008 г., Д.Д. Соколов и М.В. Ремизова

Таблица 4. Список изученных образцов *A. thaliana* с местами хранения семян.

семена <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	Места хранения семян
Дикий тип раса <i>Columbia</i> CS 70000	Коллекция кафедры генетики МГУ им. М.В.Ломоносова
Мутант <i>tfl1-2</i>	Коллекция кафедры генетики МГУ им. М.В.Ломоносова
Мутант <i>tfl1-11</i>	Центр биоресурсов <i>A. thaliana</i> при университете штата Огайо (<i>Arabidopsis</i> Biological Resource Center at Ohio State – ABRC)
Мутант <i>tfl1-12</i>	Центр биоресурсов <i>A. thaliana</i> при университете штата Огайо (<i>Arabidopsis</i> Biological Resource Center at Ohio State – ABRC)
Мутант <i>tfl1-13</i>	Центр биоресурсов <i>A. thaliana</i> при университете штата Огайо (<i>Arabidopsis</i> Biological Resource Center at Ohio State – ABRC)
Мутант <i>tfl1-14</i>	Центр биоресурсов <i>A. thaliana</i> при университете штата Огайо (<i>Arabidopsis</i> Biological Resource Center at Ohio State – ABRC)
Мутант <i>tfl2-1</i>	Коллекция кафедры генетики МГУ им. М.В.Ломоносова

Таблица 5. Соотношение типичных для рода *Potamogeton* и нетипичных цветков в мутовках колоска, расположенных на разном расстоянии от его верхушки (на примере *P. lucens* и *P. natans*).

Вид цветка	Третья мутовка сверху, %		Вторая мутовка сверху, %		Первая мутовка сверху, %	
	<i>P. lucens</i>	<i>P. natans</i>	<i>P. lucens</i>	<i>P. natans</i>	<i>P. lucens</i>	<i>P. natans</i>
Типичные цветки	98,0	21,5	96,5	14,6	60,2	3,3
Обедненные обоеполые цветки	1	78,5	2	84,9	17,6	64,2
Мужские цветки	-	-	0,2 (1 шт.)	0,5 (2 шт.)	9,4	28,3
Бесполые цветки	-	-	1,3	-	5,3	3,4
Трубчатые и нитчатые структуры	-	-	-	-	4,1	0,5 (2 шт.)
Полимерная структура	1	-	-	-	3,4	0,2 (1 шт.)
Среднее число цветков в мутовке	3,9	3	3,5	3	3,3	2,9

Таблица 6. Соотношение различных типов терминальных структур в колосках у двух видов рода *Potamogeton*

Вид терминальной структуры	<i>P. lucens</i> , абс.	<i>P. lucens</i> , %	<i>P. natans</i> , абс.	<i>P. natans</i> , %
Типичный цветок	2	1,5	1	0,7
Обедненный обоеполюй цветок	5	3,8	4	2,7
Мужской цветок	5	3,8	10	6,7
Бесполюй цветок	4	3	9	6
Трубчатая или нитчатая структура	4	3	3	2
Полимерная структура	2	1,5	6	4
Нет терминальной структуры	110	83	117	78
Всего	132	100	150	100

Таблица 7. Встречаемость терминальных структур в соцветиях *P. lucens* в двух популяциях («Веневитиново, р. Усманка» и «Звенигородская биостанция МГУ, р. Москва»).

Вид терминальной структуры	Река Усманка		Река Москва	
	абс.	%	абс.	%
Терминальная структура с числом частей, как в нормальном цветке <i>Potamogeton</i> (12 органов)	2	1,5	3	6,0
Полимерная терминальная структура	2	1,5	8	16,0
Терминальная структура с числом частей меньше, чем в нормальном цветке	14	10,6	8	16,0
Трубчатая или нитчатая терминальная структура	4	3,0	0	0,0
Нет терминальной структуры	110	83,3	31	62,0
Всего соцветий	132	100	50	100

Таблица 8. Изменчивость терминальных структур в соцветиях *T. maritima* в популяции из окрестностей Беломорской биологической станции МГУ (данные предоставлены М.В. Ремизовой и Д.Д. Соколовым).

Тип строения верхушки соцветия	Число соцветий, шт.	% от общего числа
Терминальный цветок	650	60,0
2 сближенных цветка	186	17,2
3 сближенных цветка	64	5,9
4 сближенных цветка	4	0,4
Полимерная терминальная структура	88	8,0
Нет терминальной структуры	25	2,3
Верхушка соцветия отмерла	56	5,2
Терминальная трубчатая структура	2	0,2
Нитевидное слепое продолжение оси соцветия	5	0,5
Всего	1080	100

Таблица 9. Встречаемость различного числа плодолистиков в цветках *R. maritima* в популяциях из окрестностей Беломорской биологической станции МГУ.

В этой таблице цветки рассматриваются суммарно, без учета их положения в соцветии.

	Соленое озеро на Зеленом мысе		Лагуна на литорали о-ва Покормежный		Кислая губа, литораль		Ермолинская губа, литораль	
Число плодолистиков в цветке	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
4	77	63,4	4	8	34	34	42	44,7
5	23	19,8	9	18	42	42	28	29,8
6	15	12,3	33	66	21	21	24	25,5
7	1	0,9	4	8	3	3	0	0,0
Среднее арифметическое	4,4	5,7	4,9	4,8	4,9	4,4	5,7	4,9
Всего цветков	116	50	100	94	360	116	50	100

Таблица 10. Встречаемость соцветий *R. maritima* с одинаковым числом плодолистиков в двух цветках соцветий в популяциях из окрестностей Беломорской биологической станции.

	Соленое озеро на Зеленом мысе		Лагуна на литорали о-ва Покормежный		Кислая губа, литораль		Ермолинская губа, литораль	
число плодолистиков в каждом из двух цветков одного соцветия	число шт.	% от общего числа	число шт.	% от общего числа	число шт.	% от общего числа	число шт.	% от общего числа
4	32	0	12	17	61	33,9	32	0
5	3	2	12	6	23	12,8	3	2
6	3	13	3	7	26	14,4	3	13
7	0	1	0	0	1	0,6	0	1
Всего соцветий с одинаковым числом плодолистиков в цветках	38	16	27	30	111	61,7	38	16
Сумма соцветий с разным числом плодолистиков в цветках	20	9	23	17	69	38,3	20	9
Плодолистиков больше в верхнем цветке	4	4	8	6	22	12,2	4	4
Плодолистиков больше в нижнем цветке	16	5	15	11	47	26,1	16	5

Таблица 11. Соотношения нормальных и аномальных соцветий в популяциях *R. maritima* из окрестностей Беломорской биологической станции МГУ (Карелия, Лоухский р-н).

	Соленое озеро на Зеленом мысе	Лагуна на литорали о-ва Покормежный	Кислая губа, литораль	Ермолинская губа, литораль
Нормальные соцветия (цветки совершенно свободные)	58	25	50	47
Соцветия со сросшимися в различной степени цветками	0	25	0	3
Общее число изученных соцветий	58	50	50	50

Таблица 12. Встречаемость различного числа плодолистиков в цветках соцветий *R. cirrhosa* в двух популяциях («Хайфа» и «Маньч»).

	«Хайфа»		«Маньч»	
Число плодолистиков в цветке	число, шт.	% от общего числа	число, шт.	% от общего числа
4	6	7,1	109	94,0
5	6	7,1	7	6,0
6	20	23,8	0	0,0
7	13	15,5	0	0,0
8	16	19,0	0	0,0
9	17	20,2	0	0,0
10	5	6,0	0	0,0
11	1	1,2	0	0,0
Среднее арифметическое	7,2		4,0	
Всего цветков	84		116	

Таблица 13. Встречаемость соцветий *R. cirrhosa* с одинаковым числом плодолистиков в двух популяциях («Хайфа» и «Маньч»).

Число плодолистиков в каждом из двух цветков одного соцветия	«Хайфа»		«Маньч»	
	число, шт.	% от общего числа	число, шт.	% от общего числа
4	0	0	52	98
5	0	0	1	2
6	1	33	0	0
7	1	33	0	0
8	1	33	0	0
Всего соцветий с одинаковым числом плодолистиков	3		53	
Всего соцветий с разным числом плодолистиков в цветках	39		5	
Плодолистиков больше в верхнем цветке	35	90	3	60
Плодолистиков больше в нижнем цветке	4	11	2	40

Таблица 14. Соотношение нормальных и аномальных соцветий *R. cirrhosa* в двух популяциях («Хайфа» и «Маньч»).

	«Хайфа»	«Маньч»
Нормальные соцветия (цветки совершенно свободные)	42	58
Соцветия со сросшимися теками верхней и нижней тычинки верхнего цветка	3	1
Соцветия с двумя цветками, но у второго снизу цветка верхняя тычинка имеет более двух тек	8	0
Соцветия со сросшимися в различной степени вторым и третьим цветком	10	0
Соцветия с тремя цветками	4	0
Всего соцветий	67	59

Таблица 15. Общие характеристики целых растений у мутантов *tfl1-14*, *tfl1-13*, *tfl1-11*, *tfl1-12*, *tfl1-2*, *tfl2-1*.

Мутант	Типы осей	Число узлов выше розетки		Число стеблевых листьев		Число цветков без брактей		Ссылки на рис.
		min, max	среднее, станд.откл.	min, max	среднее, станд.откл.	min, max	среднее, станд.откл.	
<i>tfl1-14</i>	1	2-5	3±0,9	1-3	1,9±0,7	0-2	1,1±0,7	рис. 56, Б
	2p	1-4	2,5±1,3	1-2	1,9±0,7	0-2	0,6±0,7	
	3p	1-7	4,4±2,2	0-3	1,8±0,8	0-5	2,6±1,7	
<i>tfl1-13</i>	1	1-7	4,4±1,6	0-3	1,9±0,7	1-4	2,5±1,2	рис. 56, Г
	2p	2-7	4,1±1,4	1-4	2,2±0,8	0-4	1,9±1,2	
	3p	1-8	3,8±2,3	1-5	2,5±1,1	0-4	1,5±1,6	
<i>tfl1-11</i>	1	1-8	3,8±1,7	0-2	1,1±0,6	0-7	1,1±1,9	рис. 56, В
	2p	1-21	8,7±6,9	1-4	2±2,1	0-17	6,7±5,1	
	3p	1-13	8,3±4,9	0-4	1,4±1,3	1-10	7±4,2	
<i>tfl1-12</i>	1	1-7	3,9±1,9	1-3	1,6±0,7	0-6	2,3±1,9	рис. 56, А
<i>tfl1-2</i>	1	2-7	3,9±1,6	2-3	2,2±0,4	0-5	1,7±1,5	нет
<i>tfl2-1</i>	1	1-7	3,9±2,2	1-4	2,1±0,9	1-7	3,6±2,1	нет

Таблица 16. Различия между мутантами по генам *TFL1* и *TFL2*.

Фактор	Условия	Размер выборки	Параметр (число органов или частота встречаемости аномальных органов)	Что	От чего	р-значения попарного сравнения критерием Mann- Whitney
				отличается		
ген	ТЦ 1	60/19	Чашелистики	tfl1	tfl2	0,001428
			Лепестки			0,000448
			Тычинки			0,000042
			Плодолистики			0,671
			сумма органов в цветке			0,000018
	Ось типа 1	79/21	розеточные листья			0,000001
			стеблевые листья			0,194
			боковые цветки			0,0162
			боковые цветки без брактей			0,00192
			узлы выше розетки			0,000610
			сумма всех узлов			0,335
		254/61	раскрытые плодолистики			

Таблица 17. Особенности изученных мутантов по гену *TFL1*.

Фактор	Условия выборки	Размер выборки	Параметр (число органов)	р-значения критерия Kruskal- Wallis	Что	От чего	р-значения попарного сравнения критерием Siegel & Castellan
					отличается		
мутации в разных аллелях	ТЦ 1	60	чашелистики	0,3748			
			лепестки	0,0753			
			тычинки	0,3357			
			плодолистики	0,4457			
			сумма органов в цветке	0,1859			
	ТЦ 2	28	чашелистики	0,0002	<i>tfl1-11</i>	<i>tfl 1-13</i> <i>tfl1-14</i>	0,0319 0,000159
			лепестки	0,0006	<i>tfl1-11</i>	<i>tfl 1-13</i> <i>tfl1-14</i>	0,0319 0,000513
			тычинки	0,1209			
			плодолистики	0,0048	-	-	-
			сумма органов в цветке	0,0168	<i>tfl1-11</i>	<i>tfl1-14</i>	0,0137
	ось типа 1	79	розеточные листья	0,0000	<i>tfl 1-2</i>	<i>tfl 1-11</i> <i>tfl1-12</i> <i>tfl 1-13</i> <i>tfl1-14</i>	0,00361 0,000482 0,000000 0,0168
			стеблевые листья	0,0002	<i>tfl 1-2</i>	<i>tfl 1-11</i> <i>tfl1-14</i>	0,000320 0,0441
			боковые цветки	0,0558			
			боковые цветки без брактей	0,0081	<i>tfl1-14</i>	<i>tfl 1-11</i> <i>tfl 1-13</i>	0,0457 0,0288
			узлы выше розетки	0,0909			
			сумма всех узлов	0,0023	<i>tfl 1-13</i>	<i>tfl 1-2</i> <i>tfl1-14</i>	0,00218 0,0253
			ось типа 2р	39	стеблевые листья	0,0006	<i>tfl1-14</i>
	боковые цветки	0,0012			<i>tfl1-14</i>	<i>tfl 1-11</i>	0,00367
	боковые цветки без брактей	0,0002			<i>tfl1-14</i>	<i>tfl 1-11</i> <i>tfl 1-13</i>	0,000630 0,0478
	узлы выше розетки	0,0001			<i>tfl1-14</i>	<i>tfl 1-11</i> <i>tfl 1-13</i>	0,00146 0,00364
	ось типа 3р	34	боковые цветки без брактей	0,0115	<i>tfl 1-11</i>	<i>tfl 1-13</i>	0,0105
	<i>tfl 1-11</i> <i>tfl 1-13</i> <i>tfl1-14</i> все оси	130	стеблевые листья	0,0027	<i>tfl 1-13</i>	<i>tfl 1-11</i> <i>tfl 1-14</i>	0,00673 0,0324
			боковые цветки	0,0001	<i>tfl1-14</i>	<i>tfl 1-11</i> <i>tfl 1-13</i>	0,00106 0,00297
			боковые цветки без брактей	0,0000	<i>tfl1-14</i>	<i>tfl 1-11</i> <i>tfl 1-13</i>	0,000002 0,0221
			узлы выше розетки	0,0000	<i>tfl1-14</i>	<i>tfl 1-11</i> <i>tfl 1-13</i>	0,000416 0,00138

Таблица 18. Различия в строении терминального и боковых цветков у мутантов *tfl2-1* и *tfl1-14* и отличия в строении осей разного порядка у мутанта *tfl1-14*.

Фактор	Условия выборки	Размер выборки	Параметр (число органов)	р-значения критерия Kruskal- Wallis	Что	От чего	р-значения попарного сравнения критерием Siegel & Castellan	
					отличается			
Положение цветка	tfl2-1	72	чашелистики	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,000345 0,000000 0,000002	
			лепестки	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,00305 0,000005 0,000001	
			тычинки	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,00670 0,000010 0,000008	
			плодолистики	0,3341				
			сумма органов в цветке	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,000875 0,000001 0,000000	
	tfl1-14 все порядки	70	чашелистики	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,0195 0,000000 0,000021	
					ЛЦ1	ТЦ ЛЦ2 ЛЦ3	0,0195 0,0234 0,0364	
			лепестки	0,0458	нет	нет		
			тычинки	0,0020	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2	0,0116 0,00569	
			плодолистики	0,0049	нет	нет		
			сумма органов в цветке	0,0000	ТЦ	ЛЦ2 ЛЦ3	0,000017 0,0213	
	Порядок оси	tfl1-14 ТЦ	22	чашелистики	0,0088	1	2p	0,0111
				лепестки	0,5012			
тычинки				0,2548				
плодолистики				0,2025				
сумма органов в цветке				0,1362				
tfl1-14		51	розеточные листья	0,0000	1	2p 3p	0,000000 0,000013	
			стеблевые листья	0,3043				
			боковые цветки	0,0033	2p	3p	0,00516	
			боковые цветки без брактеей	0,0007	2p	3p	0,000849	
			узлы выше розетки	0,0696				

Таблица 19. Различия в строении терминального и боковых цветков у мутантов *tfl1-12* и *tfl1-14* и различия в строении осей разного порядка у мутанта *tfl1-13*.

Фактор	Условия выборки	Размер выборки	Параметр (число органов)	р-значения критерия Kruskal- Wallis	Что	От чего	р-значения попарного сравнения
					отличается		
Положение цветка	tfl1-13 все порядки	97	чашелистики	0,0000	ТЦ	ЛЦ2 ЛЦ3	0,000005 0,000000
					ЛЦ1	ЛЦ3	0,014042
			Лепестки	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,000242 0,000000 0,000003
						ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,000492 0,003917 0,000897
			плодолистики	0,1768			
			сумма органов в цветке	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,000131 0,000000 0,000000
Порядок оси	tfl1-13 ТЦ	27	чашелистики	0,0003	3р	1 2р	0,000540 0,004776
			лепестки	0,1131			
			тычинки	0,3498			
			плодолистики	0,1602			
			сумма органов в цветке	0,0050	3р	1	0,004003
	tfl1-13	41	стеблевые листья	0,0005	2р	1 3р	0,000568 0,029653
			боковые цветки	0,1847			
			боковые цветки без брактей	0,1236			
			узлы выше розетки	0,1107			
Положение цветка	tfl1-12	35	чашелистики	0,0001	ТЦ	ЛЦ2 ЛЦ3	0,004747 0,001796
			Лепестки	0,0309			
			Тычинки	0,7164			
			плодолистики	0,1437			
			сумма органов в цветке	0,0201			

Таблица 20. Различия в строении терминального и боковых цветков у мутантов *tf11-11* и *tf11-12* и различия в строении осей разного порядка у мутанта *tf11-11*.

Фактор	Условия выборки	Размер выборки	Параметр (число органов)	р-значения критерия Kruskal- Wallis	Что	От чего	р-значения попарного сравнения
					отличается		
Положение цветка	tf11-11 все порядки	53	чашелистики	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,010686 0,000046 0,000000
			Лепестки	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,000828 0,000146 0,000003
			Тычинки	0,0015	ТЦ	ЛЦ2 ЛЦ3	0,014820 0,010760
			плодолистики	0,0056	нет	нет	
			сумма органов в цветке	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,023802 0,000056 0,000001
Порядок оси	tf11-11 ТЦ	16	чашелистики	0,0026	1	2р	0,002856
			Лепестки	0,0120			0,022740
			Тычинки	0,0382			0,039318
			плодолистики	0,0201			0,026180
			сумма органов в цветке	0,7849			
	tf11-11	30	стеблевые листья	0,0014	2р	1 3р	0,003126 0,041301
			боковые цветки	0,0629			
			боковые цветки без брактей	0,0648			
			узлы выше розетки	0,0311	нет	нет	
Положение цветка	tf11-2	72	чашелистики	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,000345 0,000000 0,000002
			лепестки	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,003049 0,000005 0,000001
			тычинки	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,006699 0,000010 0,000008
			плодолистики	0,3341			
				сумма органов в цветке	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3

Таблица 21. Различия в строении терминального и боковых цветков по объединенной выборке мутантов по гену *TFL1*.

Фактор	Условия выборки	Размер выборки	Параметр (число органов)	р-значения критерия Краскела- Уоллиса	Что	От чего	р-значения попарного сравнения критерием Siegel & Castellan
					отличается		
Положение цветка	tfl1 ось типа 1	215	чашелистики	0,000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,000839 0,000000 0,000000
					ЛЦ1	ТЦ ЛЦ2 ЛЦ3	0,000839 0,000000 0,000000
			лепестки	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,000005 0,000000 0,000000
			тычинки	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,000001 0,000000 0,000065
			плодолистики	0,0000	ТЦ	ЛЦ1	0,003893
			сумма органов в цветке	0,000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,000001 0,000000 0,000000
	ЛЦ1	ТЦ ЛЦ2 ЛЦ3			0,000001 0,000458 0,003660		
	tfl1-14, tfl1-13, tfl1-11 все порядки	325	чашелистики	0,000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,000009 0,000000 0,000000
					ЛЦ1	ТЦ ЛЦ2 ЛЦ3	0,000009 0,000000 0,000000
			лепестки	0,000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,000000 0,000000 0,000000
					ЛЦ1	ТЦ ЛЦ2 ЛЦ3	0,000000 0,025921 0,037056
			тычинки	0,0000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,000000 0,000000 0,000000
			плодолистики	0,0000	ТЦ	ЛЦ1	0,001143
			сумма органов в цветке	0,000	ТЦ	ЛЦ1 ЛЦ2 ЛЦ3	0,000000 0,000000 0,000000
					ЛЦ1	ТЦ ЛЦ2 ЛЦ3	0,000000 0,000019 0,000040

Таблица 22. Различия в частотах встречаемости аномальных органов и других отклонений в строении цветков изученных мутантов по гену *TFL1*.

Фактор	Условия выборки	Размер выборки	Параметр	р- значения критерия Kruskal- Wallis	Что	От чего	р-значения попарного сравнения критерием Siegel & Castellan
					отличается		
Тип органа	tfl1	5202	Частота встречаемости аномальных органов	0,000	«Гибридный» орган между лепестком и тычинкой	«Гибридный» орган между чашелистиком и тычинкой	0,025732
						«Гибридный» орган между тычинкой и плодолистиком	0,011239
						«Гибридный» орган между чашелистиком, лепестком и тычинкой	0,001807
						«Гибридный» орган между чашелистиком, тычинкой и плодолистиком	0,002556
						Трубочки	0,002505
						Сросшиеся тычинки	0,003341
						Гинецей из более, чем 2 плодолистиков	0,033259
Положение цветка	254	«Гибридный» орган между лепестком и тычинкой	0,0004	ТЦ	ЛЦ2	0,011384	
		Число чашелистиков в цветке больше 4	0,0000	ЛЦ2	ТЦ ЛЦ1	0,026698 0,046708	

Таблица 23. Различия в строении осей разных порядков у мутантов по гену *TFL1* и в диком типе и различия разных типов осей у дикого типа.

Фактор	Условия выборки	Размер выборки	Параметр (число органов)	р- значения критерия Kruskal- Wallis	Что	От чего	р-значения попарного сравнения критерием Siegel & Castellan
					отличается		
Порядок оси	tfl1 ТЦ 1	183	чашелистики	0,0160	3р	1 2р	0,022847 0,023155
			лепестки	0,0807			
			тычинки	0,2025			
			плодолистики	0,6415			
			сумма органов в цветке	0,0640			
	tfl1-14, tfl1-13, tfl1-11	122	стеблевые листья	0,0000	2р	1 3р	0,000007 0,013116
			боковые цветки	0,0360	2р	3р	0,041646
			боковые цветки без брактей	0,0880			
			узлы выше розетки	0,3522			
	дикий тип	151	стеблевые листья	0,0000	2	1 3	0,016367 0,000000
			узлы выше розетки	0,000	3	1 2	0,000000 0,000000
			сумма боковых плодов и цветков	0,000	3	1 2	0,000000 0,000000
Тип оси	дикий тип 2 порядок	39	стеблевые листья	0,0002	2у	2р	0,000520
			узлы выше розетки	0,9102			
			сумма боковых плодов и цветков	0,4723			
	дикий тип 3 порядок	102	стеблевые листья	0,0000	3у	3р	0,000264
			узлы выше розетки	0,0026			0,002743
			сумма боковых плодов и цветков	0,0003			0,000264